H 26021 2ex Ex

ISBN 2-85653-003-7

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME VC

Albert RAYNAUD, Jean-Pierre GASC, Mme Sabine RENOUS
et Claude PIEAU

ÉTUDE COMPARATIVE, EMBRYOLOGIQUE ET ANATOMIQUE, DE LA RÉGION PELVI-CLOACALE ET DE SA MUSCULATURE CHEZ LE LÉZARD VERT (*Lacerta viridis* Laur.) ET L'ORVET (*Anguis fragilis* L.)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1975

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P2600

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie, Tome VC

ÉTUDE COMPARATIVE, EMBRYOLOGIQUE ET ANATOMIQUE, DE LA RÉGION PELVI-CLOACALE ET DE SA MUSCULATURE CHEZ LE LÉZARD VERT (*Lacerta viridis* Laur.) ET L'ORVET (*Anguis fragilis* L.)

par

Albert RAYNAUD, Jean-Pierre GASC, M^me^ Sabine RENOUS et Claude PIEAU*

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION ET HISTORIQUE 5

MATÉRIEL ET MÉTHODES 6

OBSERVATIONS 7

1 — MORPHOLOGIE COMPARÉE DE LA RÉCION PELVI-CLOACALE CHEZ LES ADULTES DE *Lacerta viridis* ET *Anguis fragilis* 7

A — Ostéologie 7

Lacerta viridis 7

1. L'axe vertébral 7
2. La ceinture et le membre postérieur 9
3. Les compléments tendino-aponévrotiques de l'architecture squelettique 12

Anguis fragilis 13

1. L'axe vertébral. 13
2. La ceinture. 14
3. Les compléments tendino-aponévrotiques. 14

B — Myologie 15

Laverta viridis 17

1. Le tronc 17
2. Les muscles de la queue 18
3. Les muscles de la région cloacale et des ébauches phalliques 20
4. Les muscles propres de la ceinture 24
5. La région fémorale 28

* Ce travail a été entrepris dans le cadre du programme de recherche de l'équipe E.R. 121 du C.N.R.S. associée à l'Institut Pasteur. Toute l'étude anatomique des ceintures de l'adulte a été effectuée par les Anatomistes de l'équipe, M. J. P. Gasc et M^me^ S. Renous, du Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum national d'Histoire naturelle. La partie embryologique a été réalisée par M. A. Raynaud en ce qui concerne l'Orvet et par MM. Cl. Pieau et A. Raynaud, Laboratoire Pasteur, Sannois, en ce qui concerne le Lézard vert.

Source : MNHN, Paris

Anguis fragilis 35
1. Le tronc 35
2. Les muscles de la queue 35
3. Les muscles de la région cloacale et des ébauches phalliques 35
C – Innervation 37
II – Le développement embryonnaire de la région pelvi-cloacale chez le Lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) et l'Orvet (*Anguis fragilis* L.) 39
Lacerta viridis 39
1. Développement du squelette de la ceinture pelvienne. 39
a) Embryons pesant 80 à 90 mg 39
b) Embryons pesant 120 à 150 mg 40
c) Embryons pesant 300 à 320 mg 40
2. Développement de la musculature pelvi-cloacale. 40
Les muscles du tronc s'insérant sur la ceinture 42
Les muscles de la queue. 42
Les muscles de la région cloacale et phallique 42
Les muscles propres de la ceinture. 43
Anguis fragilis 44
1. Les principales étapes de la formation de la ceinture pelvienne. 44
a) Embryons pesant 30 à 40 mg 44
b) Embryons pesant 50 à 60 mg 44
c) Embryons pesant 90 mg 44
d) Embryons pesant 100 à 130 mg 45
e) Embryons pesant 150 mg 45
f) Embryons pesant 200 à 250 mg 45
g) Embryons pesant 300 à 350 mg 46
h) Embryons pesant 400 à 600 mg 46
2. Les muscles en rapport avec la ceinture pelvienne 46
Les muscles du tronc s'insérant sur la ceinture 47
Les muscles de la queue. 47
Les muscles de la région cloacale et phallique 47
Les muscles propres de la ceinture. 48
INTERPRÉTATION ET DISCUSSION. 48
I – Comparaison de la structure de la région pelvi-cloacale des deux espèces chez l'adulte et chez l'embryon 48
II – Étapes successives de la rudimentation des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne chez l'embryon d'Orvet 49
III – Mécanismes possibles de la rudimentation du membre et de la ceinture chez l'Orvet (*Anguis fragilis* L.) 51
IV – Interprétation des similitudes et des différences observées dans la constitution de la région cloacale du Lézard vert et de l'Orvet 51
CONCLUSIONS. 55
RÉSUMÉ. 56
BIBLIOGRAPHIE. 59
PLANCHES I à XI . . . . . 63 et suiv.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Cette étude comparative se propose de rechercher si, chez les Reptiles serpentiformes, les éléments de la région pelvi-cloacale présentent une organisation générale très différente de celle des Reptiles à membres bien développés, ou bien si elle est construite sur un même plan. Le choix de la région pelvi-cloacale a été dicté par la présence à ce niveau d'éléments appendiculaires chez certains serpents, ce qui permet d'inclure ces derniers dans la série comparative. En outre, cette région constitue un carrefour anatomique où interfèrent des systèmes musculaires d'origine différente puisqu'elle représente la charnière entre le tronc et la queue. De plus, là se développent les structures annexées à l'ouverture cloacale, et s'implantent les membres postérieurs.

Les travaux antérieurs portaient soit sur le membre postérieur soit sur la région cloacale et n'envisageaient aucune comparaison entre formes à membres développés et formes apodes.

Parmi ceux qui traitent de l'anatomie du membre postérieur des Lépidosauriens, on trouve quelques monographies consacrées surtout au seul Rhynchocéphale actuel : *Sphenodon punctatus* (Osawa 1898 ; Byerly 1925 ; Wettstein 1931-32), et à quelques Lacertiliens (Mivart 1867-1870 ; Sanders 1870 ; Romer 1942 ; Kriegler 1961). Les autres sont essentiellement comparatifs, débordant parfois largement le cadre des Reptiles (Gadow 1882 ; Perrin 1892 ; Ribbing 1938 ; Sukhanov 1957). L'anatomie de la région de l'ouverture cloacale et de la base de la queue a été étudiée par Nishi (1919) et Haines (1935). Heusinger (1828) puis Fürbringer (1870) présentent une série de Lézards apodes et des Serpents. Des monographies ont suivi ces ouvrages (Humphry 1872 ; Sauvage 1878 ; Smalian 1885 ; Cope 1892 ; Krieg 1919 ; Müller 1913 ; Case 1965-66). Mais d'autres auteurs se sont plus spécialement intéressés au problème de la réduction des membres, à sa signification évolutive ou systématique.

En effet, plusieurs ordres de questions se posent à propos des nombreuses formes apodes rencontrées chez les Squamates. L'étude comparative de séries où la réduction des membres est variée, depuis les Lacertiliens jusqu'aux Serpents semble indiquer que les formes apodes ont évolué à partir de formes quadrupèdes, et que la différence plus ou moins marquée entre ces deux sortes de formes serait due à la plus ou moins grande ancienneté de la divergence entre ces deux types d'organisme dans les diverses lignées (Bellairs et Underwood 1951). La réduction appendiculaire pourrait ainsi être considérée comme une modalité particulière parmi les nombreuses radiations évolutives présentées par les Squamates (Case 1967) qui paraissent à bien des égards le groupe le plus récent des Reptiles (Hoffstetter, 1962 ; Robinson, 1968). Camp (1923) avait pensé que la présence de formes à membres réduits dans certaines familles était fonction de la possession d'un muscle droit abdominal superficiel qu'il jugeait indispensable à la locomotion rampante. En réalité la division qu'il avait cru devoir introduire sur ce critère (Ascalabotes et Autarchoglosses) n'a pas résisté aux travaux ultérieurs (Underwood, 1957).

D'un autre ordre relève le problème des modalités de passage du type quadrupède originel au type serpentiforme. Les animaux de ce dernier type ont-ils subi une réduction progressive des membres, ou bien en ont-ils été soudain privés? Parmi les auteurs qui envisagent plutôt l'aspect « dégénératif », tels que Cope (1892), Duerdeen (1922), Essex (1927), le dernier énonce nettement l'hypothèse d'un arrêt de développement embryonnaire, rejetant dans certains biotopes les individus ainsi atteints. Sewertzoff (1931) a envisagé un processus évolutif lent et continu (Archallaxie négative), par lequel, à partir d'une ébauche de plus en plus réduite en dimension, se constituent des organes incomplets par soustraction des phases terminales de l'ontogenèse ; selon Stokely (1947) le non-usage et les exigences du milieu viennent renforcer la tendance initiale.

Source : MNHN, Paris

La différence entre ces deux conceptions peut paraître minime. Elle reflète pourtant les divergences profondes qui ont opposé certains biologistes lorsque, les lois de Mendel ayant été redécouvertes et les mutations étudiées au laboratoire, il s'est agi d'intégrer ces résultats à la conception strictement darwinienne de l'évolution des espèces. Rappelons que pour expliquer la variabilité des êtres, malgré l'appauvrissement qui aurait dû découler théoriquement de la reproduction sexuée, conçue à son époque comme un mélange homogénéisant, Darwin avait été obligé de faire appel à l'hypothèse lamarckienne, développée par Geoffroy Saint-Hilaire, du rôle des fluctuations de l'environnement. Plus tard les théories de l'hérédité et le mutationnisme sont venus expliquer la variabilité de caractère isolés, mais ont rejeté dans l'ombre les facteurs sélectifs, et surtout les corrélations organiques : d'où la réticence des naturalistes et des morphologistes pour qui ces explications ne répondaient pas à leur expérience de la réalité. En outre, des méthodologies opposées ont été parfois suivies de façon exclusive, recherche des types idéaux (typologie) pour les morphologistes, accumulation de faits de leur fluctuation (empirisme) pour les tenants du mutationnisme strict. Goldschmidt (1940) avait cru pouvoir concilier ces extrêmes en imaginant des « mutations systémiques », transformant profondément l'organisation d'un être qui devenait ainsi un « monstre prometteur ». Ce « typostrophisme », selon le terme de Schindewolf (1936), rappelle, sous une forme moderne, l'idée de Geoffroy Saint-Hilaire (1825) sur le rôle novateur des déviations de l'embryogenèse. Est-il possible de poser la question dans les mêmes termes à la lumière des travaux récents de la génétique des populations (Mayr 1974)? Transformation graduelle ou transformation brusque (saltatoire), telle est une des questions qui se posent à la suite de notre étude ; mais notre contribution se situe essentiellement sur les plans embryologique et anatomique comparatifs, et nous n'aborderons le problème de la phylogenèse des espèces serpentiformes qu'au cours de la discussion.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons choisi le Lézard vert et l'Orvet parce qu'il était relativement facile de se les procurer à l'état adulte et d'obtenir des embryons dans les élevages. Toutefois, ils appartiennent à deux infra-ordres distincts : *Lacerta viridis*, un Scincomorphe, *Anguis fragilis*, un Anguimorphe.

Aussi, avons-nous étudié un terme intermédiaire entre ces deux formes très éloignées dans la classification : un des rares Anguidés à membres développés, *Gerrhonotus coeruleus*. Au cours de l'exposé des résultats nous avons fait référence aux observations effectuées chez cette espèce chaque fois que cela s'est avéré utile.

La description morphologique des adultes est fondée sur la dissection de spécimens frais ou formolés, complétée par des séries de radiographies. Pour ce qui concerne l'ostéologie et la myologie, traitées successivement, le Lézard vert étudié en premier sert de référence dans la comparaison. Nous avons accordé une attention particulière au complexe tendino-aponévrotique qui, dans la région pelvi-cloacale, nous paraît compléter le support squelettique.

Pour l'étude embryologique, des Lézards ont été capturés en Italie du Nord (Émilie) au cours de missions C.N.R.S. et mis en élevage au laboratoire de Sannois où sont installés de vastes terrariums comprenant une pièce chauffée et une cour extérieure équipée de chauffage d'appoint à infrarouge. Les œufs, pondus dans des banquettes de sable, sont recueillis tous les matins et mis en incubation sur coton humidifié à l'eau distillée dans des bechers de verre de 600 ml à la température de 25°C.

Les Orvets, capturés sur le territoire de la commune de Sannois (Val d'Oise) et des communes limitrophes, ont été de même élevés en terrariums et nourris avec de petites limaces et des vers de terre. Les femelles gravides de cette espèce ovovivipare sont anesthésiées à l'éther pour prélever les œufs dans les oviductes. Extrait de l'œuf, chaque embryon est pesé et examiné avant immersion dans un liquide fixateur (mélange de Bouin ou Zenker-formol-acide acétique). L'étude microscopique a été effectuée sur des coupes sériées de 7,5 µ d'épaisseur, colorées à l'hémalun-éosine-safran. Pour suivre le trajet des faisceaux musculaires en rapport avec la ceinture pelvienne chez des embryons d'âge com-

Source : MNHN, Paris

parable dans les deux espèces, on a établi le dessin d'une succession de coupes. Des reconstructions graphiques de la ceinture d'embryons d'Orvet et de Lézard vert ont été réalisées selon la méthode de Lison (1937).

OBSERVATIONS

I — Morphologie comparée de la région pelvi-cloacale chez des adultes de *Lacerta viridis* et *Anguis fragilis*.

A — Ostéologie.

Lacerta viridis (Lacertidé).

1. L'axe vertébral.

Dans la région pré-sacrée, l'axe vertébral présente, comme chez de nombreux autres Lézards à membres bien développés, une sous-régionalisation traduite par des variations dimensionnelles de la vertèbre et des côtes (Gasc, 1971). D'avant en arrière on distingue chez *Lacerta viridis* quatre sous-régions : cervicale (V1 à V8), sternale (V9 à V13), dorsale antérieure (V14 à V26) et dorsale postérieure V21 à V27). Les caractères morphologiques de la dernière sous-région sont liés à la proximité de la charnière tronco-caudale : raccourcissement de la longueur des centra et des côtes, surface synapophysaire (articulation vertébro-costale) réduite à un bouton hémisphérique, condyle progressivement déprimé dorso-ventralement, alors qu'il tend à être hémisphérique dans la région dorsale antérieure et comprimé latéralement dans la région cervicale.

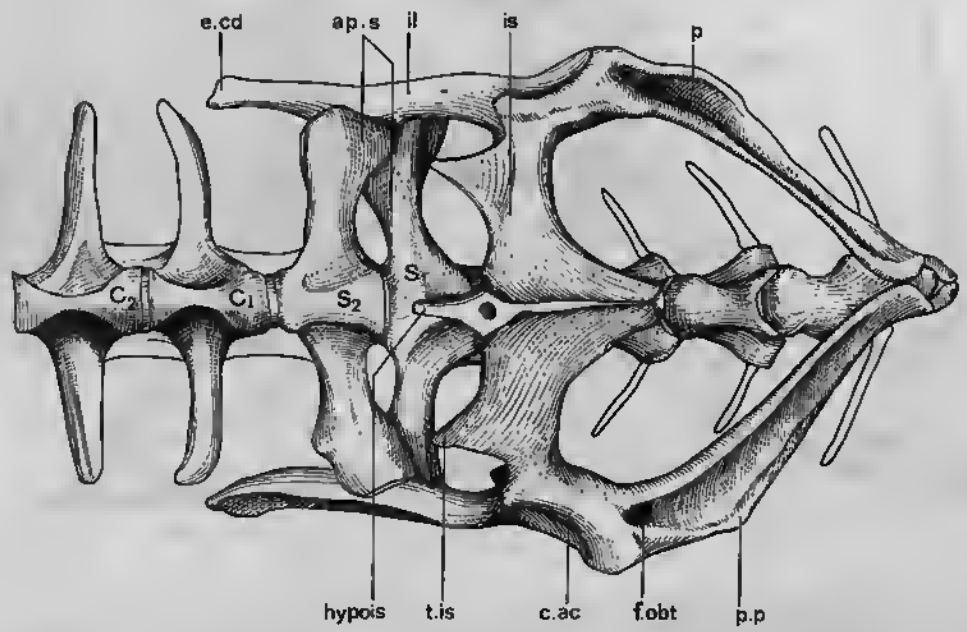


Fig. 1. — Morphologie squelettique de la charnière tronco-caudale de *Lacerta viridis*.
ap.s., apophyses sacrées ; c.ac., cavité acétabulaire ; C 1, 2, vertèbres caudales ; é.cd., épine caudale de l'ilion ; f. obt., foramen obturateur ; hypois., hypoischion ; il., ilion ; is., ischion ; p., pubis ; p.p., processus pectiné ; S1, S2, vertèbres sacrées ; t.is., tubérosité ischiatique.

Source : MNHN, Paris

La dernière vertèbre de la sous-région dorsale postérieure (V 27) se distingue nettement des autres car elle entre dans la constitution de l'articulation tronco-sacrée.

Le sacrum se compose de deux vertèbres faiblement ankylosées. Rappelons que si ce nombre de vertèbres sacrées est la règle chez les Sauriens pourvus de membres, par contre le degré d'ankylose est variable. Ces vertèbres supportent chacune une paire de côtes soudées (pleurapophyses sacrées). La face dorsale de la première côte se réduit distalement à une arête, alors qu'elle tend à se développer sur la 2e côte (fig. 1), si bien que les extrémités accolées distalement ont une forme et une situation différentes. En effet, la lame iliaque vient se loger obliquement d'arrière en avant et de haut en bas dans la cavité articulaire dont le rebord antéro-dorsal est constitué par l'extrémité de la première côte sacrée, et le rebord postéro-ventral par l'extrémité de la seconde.

La morphologie des vertèbres caudales se modifie d'avant en arrière avec l'apparition des hémapophyses (os chevrons) et de la fissure d'autotomie.

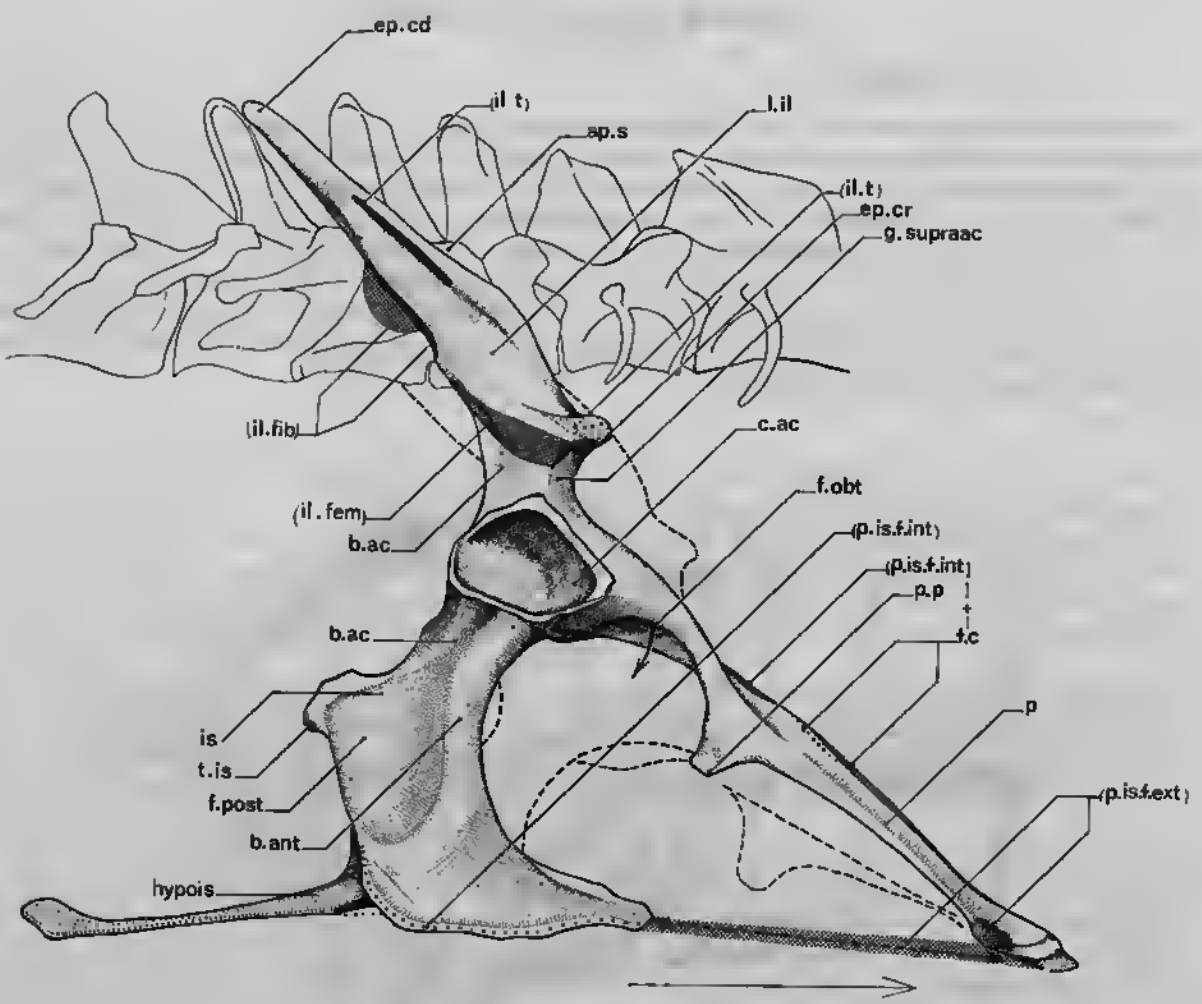


FIG. 2. — Moitié droite de la ceinture pelvienne de *Lacerta viridis* (en tirets la moitié gauche).

ap.s., apophyses sacrées ; b.ac., base acétabulaire de l'ilion ; b. ant., bord antérieur de l'ischion ; c.ac., cavité acétabulaire ; ep.cd., épine caudale de l'ilion ; ep.cr., épine craniale ; f.obt., foramen obturateur ; f.post., fosse postérieure de l'ischion ; g.sup.ac., gorge supra acétabulaire ; hypois., hypoischion ; is., ischion ; l.il., lame iliaque ; p., pubis ; p.p., processus pectiné ; t.is., tubérosité ischiatique ; quelques insertions musculaires sont indiquées entre parenthèses : f.c., fibres croisées du plan profond du pubo-ischio-fémoral interne ; il.fem., muscle ilio-fémoral ; il.fib., muscle ilio-fibulaire ; il.t., muscle ilio-tibial ; p.is.f.ext., muscle pubo-ischio-fémoral externe ; p.is.f.int., muscle pubo-ischio-fémoral interne.

Source : MNHN, Paris

Chez le Lézard vert la première hémapophyse apparaît en position intercentrale entre la 3e et la 4e vertèbre et est précédée par des nodules pairs situés entre les 3 centra précédents. La première fissure autotomique passant par les processus transverses scinde la 7e caudale en 2 parties.

2. La ceinture et le membre postérieur.

Les moitiés symétriques de la ceinture pelvienne sont constituées de trois pièces osseuses rayonnant à partir d'une cavité articulaire (acetabulum) recevant l'extrémité proximale du fémur (fig. 2). Les sutures entre ces pièces tendent à s'effacer chez l'adulte sur la face latérale, mais sont visibles médialement. La pièce dorsale, ilion, gagne obliquement vers l'arrière l'axe vertébral et s'articule avec les apophyses sacrées ; les pièces ventrales rejoignent la ligne médiane où chacune s'unit avec son antimère au niveau d'une symphyse. L'antérieure, pubis, est oblique vers l'avant, alors que l'axe de la postérieure, ischion, se situe dans un plan transversal.

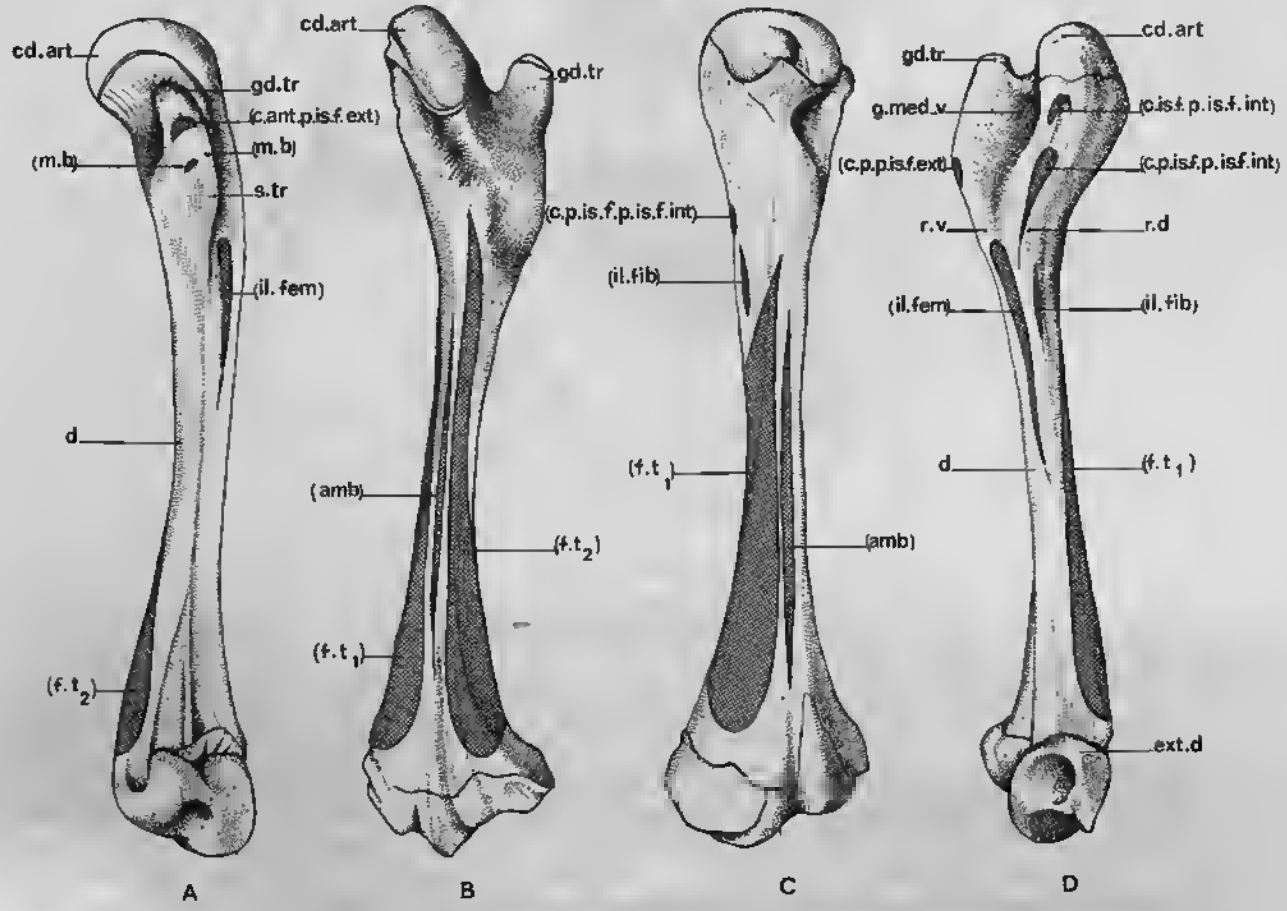


FIG. 3. — Fémur droit de *Lacerta viridis*.

A — Vue latéro-ventrale.
B — Vue latéro-dorsale.
C — Vue dorsale.
D — Vue médiale.

cf.art., condyle articulaire ; d., diaphyse ; ext.d., extrémité distale ; gd. tr., grand trochanter ; g.med.v., gouttière médio-ventrale ; r.d., rebord dorsal ; r.v., rebord ventral ; s.tr., second trochanter. Les insertions musculaires sont indiquées entre parenthèses : amb., muscle ambiens ; c.ant.p.is.f.ext., chef antérieur du muscle pubo-ischio-fémoral externe ; c.is.f.p.is.f.int., chef ischio-fémoral du muscle pubo-ischio-fémoral interne ; c.p.is.f.p.is.f.int., chef pubo-ischio-fémoral du muscle pubo-ischio-fémoral interne ; c.p.p.is.f. ext., chef postérieur du muscle pubo-ischio-fémoral externe ; f.t. 1 et 2, les deux chefs fémoro-tibial ; il.fem., muscle ilio-fémoral ; il.fib., muscle ilio-fibulaire ; m.b., muscle bipenné reliant le chef latéral du muscle pubo-ischio-fémoral externe au fémur.

Source : MNHN, Paris

L'ilion se compose d'une courte base acétabulaire, dont l'axe est vertical, surmontée d'une lame allongée vers l'arrière. La face médiale de la portion moyenne de cette dernière vient se loger dans la cavité articulaire constituée par les apophyses sacrées. La face latérale de la lame iliaque montre entre ses bords convexes dorsal et ventral une légère dépression longitudinale, et constitue vers l'arrière une épine caudale et vers l'avant une épine craniale très saillante surmontant une gorge supra-acétabulaire.

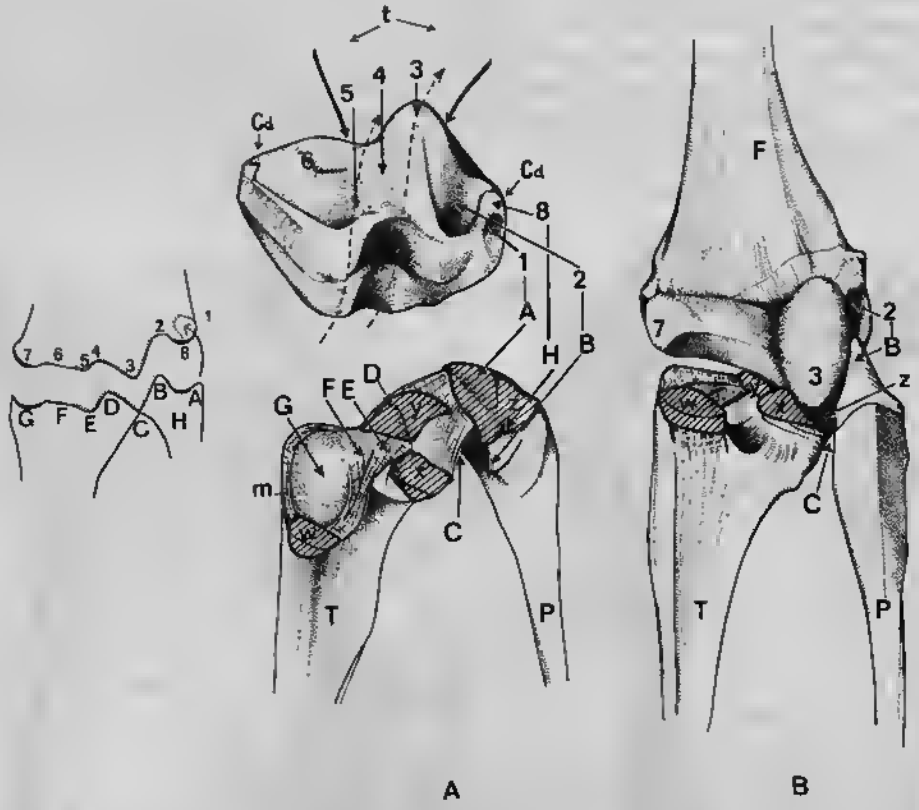


FIG. 4. — Les facettes articulaires du genou de *Lacerta viridis*.

A — Vue transversale des surfaces fémorale et tibio-fibulaire.

B — Vue postérieure des segments en connexion.

Les surfaces articulaires de l'extrémité distale du fémur (F) comprennent une trochlée (t) encadrée de deux condyles (Cd). L'un s'articule (H). W, X, Y et Z représentent quatre ossifications des ménisques articulaires (m); les trois premières s'ajoutent au tibia, la quatrième au péroné, entre l'ossification Z et l'extrémité proximale du péroné, l'autre dans une dépression de l'extrémité proximale du tibia (C). Les deux bombements de la trochlée sont inégaux (3 et 5), le plus saillant (3) se loge dans la dépression située entre le tibia du péroné (C). La trochlée est séparée des condyles par, d'un côté une gouttière condylo-trochléenne (2) recevant l'extrémité proximale du péroné (B), de l'autre une surface plane (6), s'appliquant à une surface correspondante du tibia (F). La gorge trochléenne (4) reçoit les arêtes des ossifications X et Y.

Le pubis constitue une poutrelle dont la base prolonge cranio-ventralement le rebord antérieur de l'acétabulum. Cette poutrelle supporte latéralement sur toute sa longueur une lame qui, à son tiers proximal, se recourbe ventralement pour former le processus pectiné. Le foramen ischio-pubien perce la lame juste en arrière de ce processus. La poutrelle pubienne s'élargit cranialement au niveau de la symphyse.

L'ischion est formé d'une robuste lame dont l'axe est transversal. Sa base acétabulaire est prolongée vers l'arrière par un contrefort pourvu sur son bord de deux angles, l'un dorsal, l'autre ventral correspondant à la tubérosité ischiatique.

Dans l'angle formé par le bord postérieur de la lame et le contrefort, s'étend une zone déprimée : la fosse postérieure. À cet endroit, l'os est peu épais. Le bord antérieur porte un prolongement triangulaire qui constitue la partie craniale de la région symphysaire. Cette dernière est prolongée

Source : MNHN, Paris

vers l'arrière par une baguette, l'hypoischion. Remarquons toutefois que cette baguette naît cranialement de la réunion de 2 parties symétriques, fixées chacune sur le bord médio-ventral de chaque ischion, qui ménagent entre elles un espace losangique dans le prolongement de la symphyse ischiatique. L'extrémité caudale présente de même une bifurcation (fig. 3).

Les trois os de la ceinture participent à la constitution de la cavité acétabulaire, de forme ovale à grand axe antéro-postérieur et regardant latéralement.

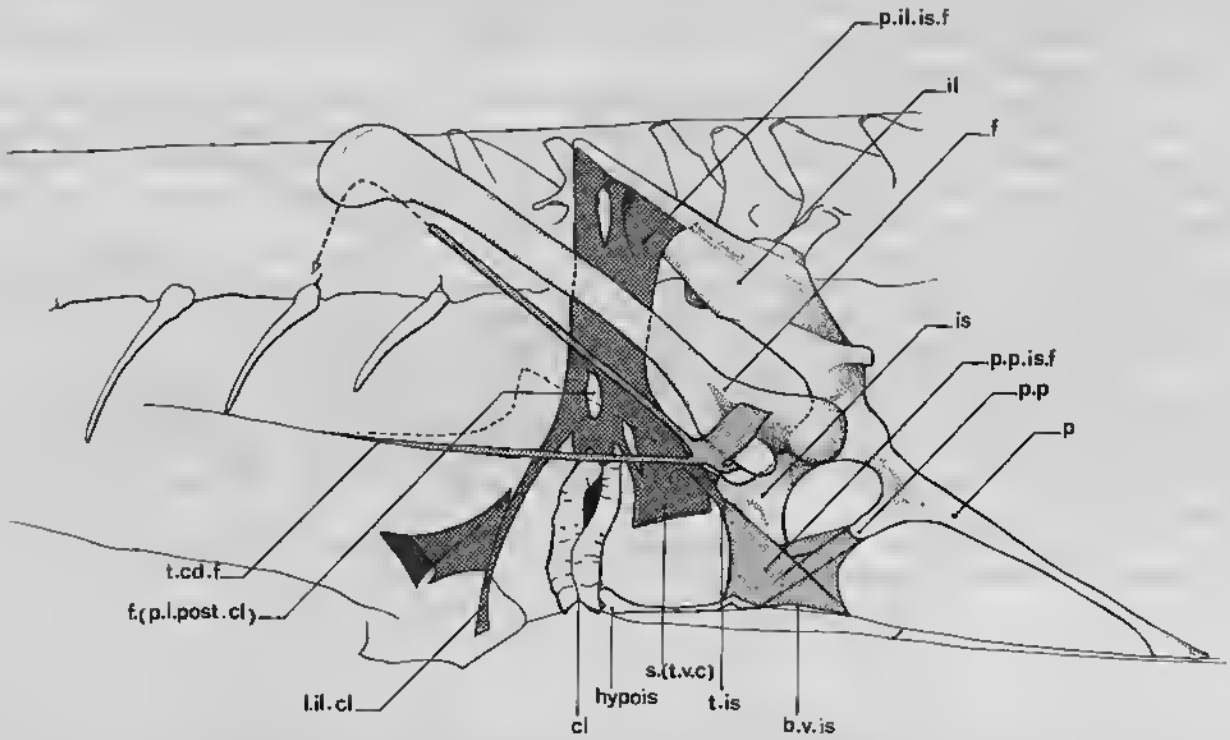


FIG. 5. — Le système aponévro-tendineux chez *Lacerta viridis*.

b.v.is., bord ventral de l'ischion; cl., cloaque; f., fémur; f. (p.l.post.cl.) fenêtre empruntée par le muscle protracteur de la lèvre postérieure du cloaque; hypois., hypoischion; il., ilion; is., ischion; l.il.cl., ligament ilio-cloacal; p., pubis; p.il.is.f., portion ilio-ischio-fémorale; p.p., processus pectiné; p.p.is.f., portion pubo-ischio-fémorale; s. (t.v.c.), surface d'insertion pour le muscle transverse ventral de la ceinture; t.cd.f., tendon du muscle caudo-fémoral; t.is., tubérosité ischiatique.

Le fémur orienté ici de telle sorte que son extrémité distale soit située vers l'arrière (fig. 6) atteint une longueur d'environ deux fois l'ilion. L'extrémité proximale s'articule avec la cavité acétabulaire par un condyle ellipsoïdal à grand axe oblique de haut en bas et de dehors en dedans. L'ensemble de la tête (fig. 3), redressé dorsalement par rapport à la diaphyse, présente une ébauche de col séparant le condyle d'un grand trochanter. Ce dernier, relief le plus saillant de l'extrémité, occupe une situation un peu latérale sur la face ventrale; il est prolongé distalement par un second relief, moins marqué, qui pourrait correspondre à un ou plusieurs trochanters des Reptiles primitifs (Romer, 1956). Plus latéralement on distingue un 3e trochanter. Une gouttière médio-ventrale creuse la tête fémorale. La diaphyse, rectiligne, est légèrement comprimée médio-latéralement dans sa moitié proximale; aucune ligne âpre n'est visible.

L'extrémité distale est aplatie dorso-ventralement, mais l'axe bicondylien est légèrement oblique, la partie fibulaire étant plus dorsale.

L'examen des surfaces articulaires venant au contact des extrémités du tibia et du péroné révèle qu'il n'existe pas en réalité deux condyles distincts. En effet, la plus grande partie de la surface est occupée par une trochlée recevant le tibia; l'un des bords de la trochlée constitue un versant du con-

Source : MNHN, Paris

dyle logé dans une cavité articulaire à laquelle participent les deux os (fig. 4); de ce fait les os du zeugopode sont nécessairement solidaires.

3. Les compléments tendino-aponévrotiques de l'architecture squelettique.

La notion de ligament pubo-ischiatique exprimée par les auteurs ne rend pas compte de l'existence d'un système de lames fibreuses qui relient les pièces squelettiques entre elles et celles-ci à la paroi ventrale du corps, constituant une véritable sangle au niveau de l'ouverture cloacale.

On reconnaît dans cet ensemble une portion ilio-ischiatique avec un prolongement cloacal et une portion pubo-ischio-fémorale (fig. 5).

a) La portion ilio-ischiatique naît dorsalement au niveau de la moitié postérieure de l'ilion sur la limite ventrale du rebord dorsal. Elle est constituée par une large lame verticale qui se fragmente environ à la hauteur de l'acétabulum. Vers l'avant elle s'attache sur le bord postérieur de l'ischion entre l'angle dorsal et l'angle ventral (tubérosité ischiatique), et représente ventralement une vaste surface d'insertion pour les fibres du muscle transverse ventral de la ceinture.

Vers l'arrière, une partie se perd dans la paroi dorsale du cloaque; elle est percée par une fenêtre empruntée par le muscle protracteur de la lèvre postérieure du cloaque qui se fixe distalement sur un long ligament ilio-cloacal représentant le prolongement le plus caudal du système tendino-aponévrotique. Ce ligament s'attache médialement à la peau en arrière de cette lèvre.

b) La portion pubo-ischio-fémorale s'étend sur la presque totalité de la face ventrale et latérale de l'ischion et résulte de l'entrecroisement de plusieurs nappes de fibres issues du processus pectiné, de la tubérosité ischiatique, de la totalité du bord ventral de l'ischion, et qui ménagent entre elles un espace emprunté par un nerf. Un dernier faisceau de fibres provient de la zone fibreuse glissant sur le condyle articulaire.

Cet ensemble constitue en arrière une paroi doublant la plaque osseuse de l'ischion et servant de surface d'insertion à la majorité des muscles fléchisseurs de la cuisse.

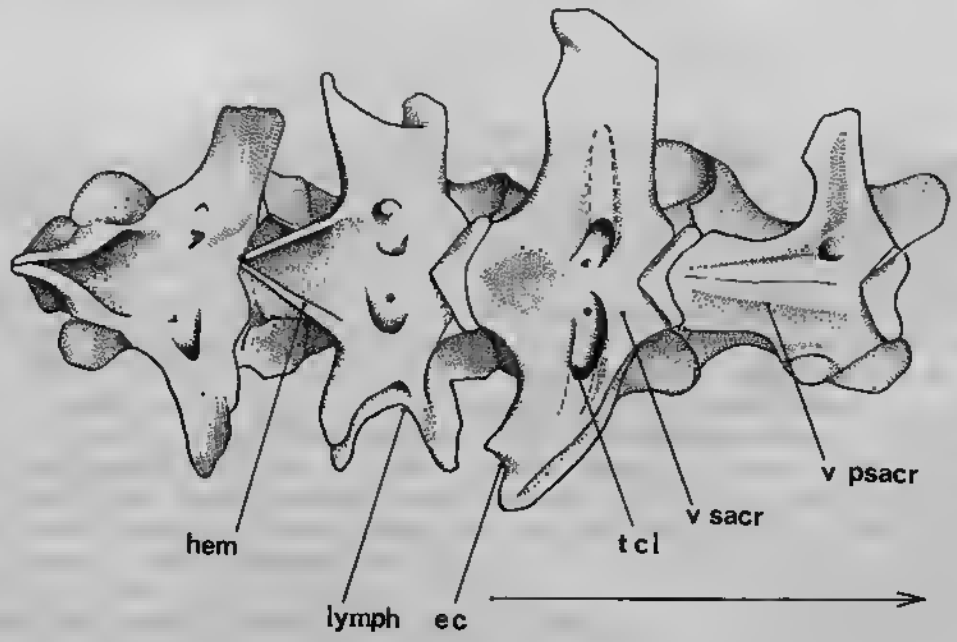


FIG. 6. — Région sacrée, vue ventrale (*Anguis fragilis*).
e.c., échancrure de la côte; hem., hémapophyse; lymph., lymphapophyse; t.c.l., tunnel pour le conduit lymphatique; v.sacr., vertèbre sacrée; v.psacr., vertèbre présacrée.

Source : MNHN, Paris

Anguis fragilis (Anguidé).

1. L'axe vertébral

Son sternum n'ayant plus de relation avec les côtes, l'Orvet appartient aux nombreuses formes à membres rudimentaires chez lesquelles il n'est plus possible de reconnaître nettement les limites des sous-régions cervicale et sternale (Gasc, 1967).

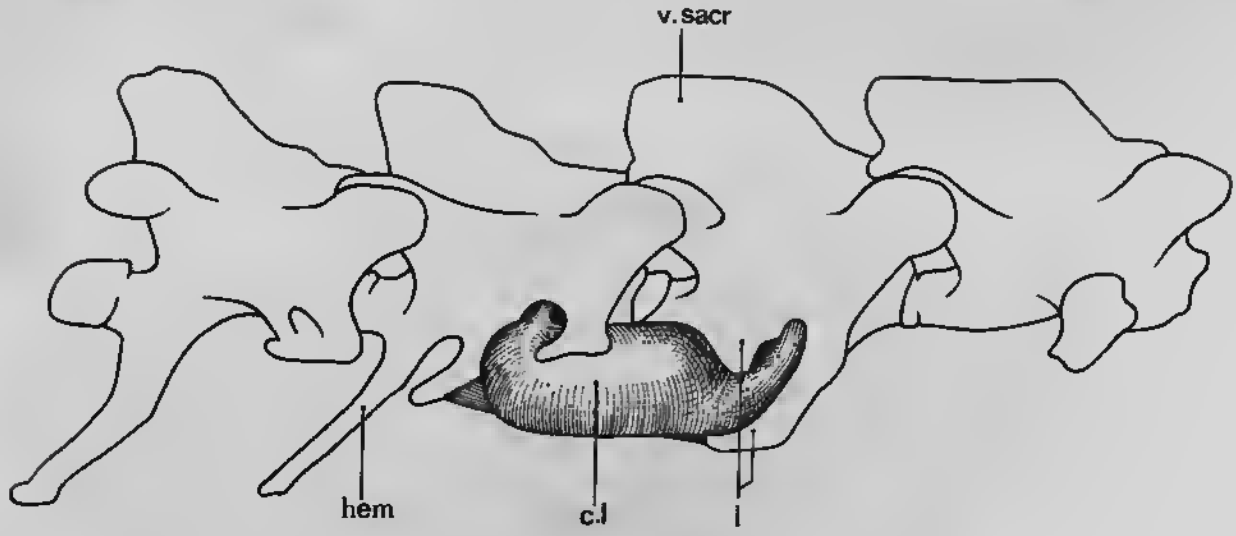


FIG. 7. — Vue latérale droite de la région sacrée (*Anguis fragilis*).
c.l., cœur lymphatique ; hem., hémapophyse ; l., lymphapophyse ; v.sacr., vertèbre sacrée.

Le nombre des vertèbres présacrées est considérablement plus élevé (entre 62 et 68) que chez les formes à membres développés (entre 24 et 30) (Hoffstetter et Gasc, 1969). La paire de côtes portées par la dernière vertèbre présacrée est très courte et souvent soudée. Les côtes soudées d'une seule vertèbre entrent en connexion latéralement avec la ceinture pelvienne : le sacrum se réduit donc à cette vertèbre. En outre, chacune de ces côtes sacrées forme médio-latéralement un tunnel emprunté par un conduit mettant en relation chaque cœur lymphatique avec le sinus médian (fig. 6). L'extrémité distale de ces côtes est échancrée et les branches terminales constituent le support cranial du cœur lymphatique (fig. 7). La côte sacrée joue également le rôle d'une lymphapophyse, c'est-à-dire d'une côte bifurquée intervenant dans la protection des cœurs lymphatiques postérieurs. La présence de lymphapophyses, dont l'ensemble constitue un parathorax, caractérise certains Sauriens apodes, les Amphisbéniens et les Serpents. L'extension du parathorax définit une région vertébrale particulière : la région cloacale. Cette dernière s'étend chez l'Orvet à la vertèbre suivant le sacrum et qui porte comme ce dernier des côtes bifurquées.

Si l'on compare sur ce point l'Orvet, le Lézard vert et un Serpent quelconque, on a l'impression que, passant du Lézard vert à l'Orvet, il y a une réduction de la région sacrée et apparition de structures nouvelles (parathorax) dans la région cloacale, et que passant de l'Orvet au Serpent, il y a disparition du sacrum et développement de la région cloacale (fig. 8). Sous le condyle de la vertèbre qui suit le sacrum sont soudées les premières hémapophyses, dont les bras très inclinés vers l'arrière, se rejoignent à peine ventralement. L'absence de vertèbres pygales (caudales sans hémapophyses) et surtout la soudure des hémapophyses aux centra, sont caractéristiques des Anguidés (parmi les Sauriens). La première fissure d'autotomie apparaît seulement sur la 17^{e} vertèbre caudale, et partage les processus transverses.

Source : MNHN, Paris

2. La ceinture.

Les moitiés symétriques de la ceinture pelvienne ont la forme d'une baguette sinueuse dans laquelle on reconnaît trois parties, bien qu'aucune cavité acétabulaire ne soit visible (Heusinger, 1828 et Müller, 1913). La partie iliaque, dorsale et postérieure, s'attache de manière lâche au sacrum. Les parties ischiatique et pubienne sont représentées, la première par une expansion postérieure dirigée médialement, la seconde prolonge ventralement la partie iliaque en direction craniale (Gasc, Raynaud, Renous et Pieau, 1973). Aucune de ces parties n'atteint la ligne médio-ventrale. Il n'y a donc pas de symphyse entre les deux moitiés symétriques de la ceinture (fig. 9). Chez certains individus, accolé à la surface latérale de la ceinture, apparaît un petit nodule à la base de l'expansion ischiatique. Il représente un rudiment de fémur (Sewertzoff, 1931).

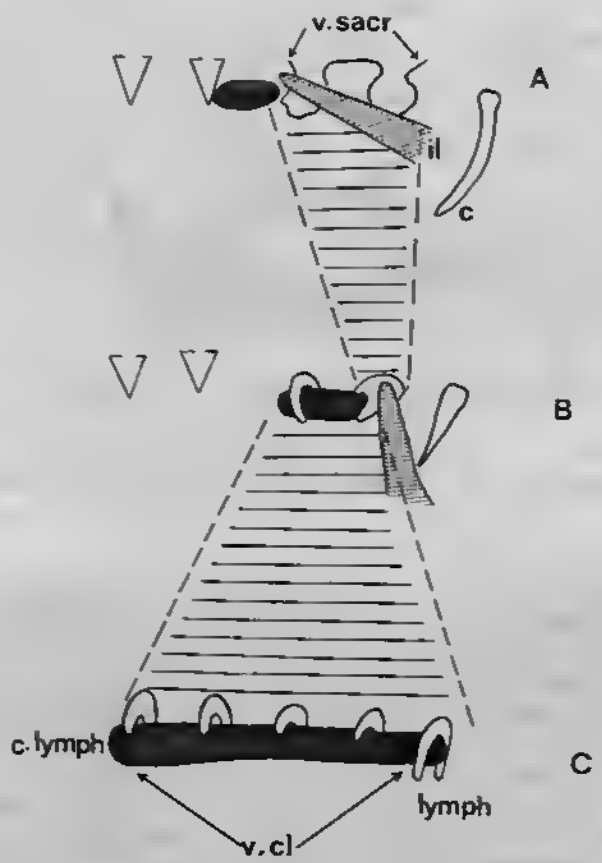


FIG. 8. — Schéma des régions cloacales du Lézard vert (A), de l'Orvet (B) et d'un Serpent (C).
c., côte ; c.lymph., cœur lymphatique ; il., ilion ; lymph., lymphapophyse ; v.cl., vertèbres cloacales ; v.sacr., vertèbres sacrées.

3. Les compléments tendino-aponévrotiques.

Comme chez le Lézard vert, on trouve un système tendino-aponévrotique reliant entre elles les pièces squelettiques et celles-ci à la paroi ventrale du corps. On reconnaît dans cet ensemble trois parties. Un réseau dorsal unit le bord postérieur de l'ilion dans sa région moyenne, la face latérale de la jonction pubis-ischion (branche ilio-pubienne) et la lèvre postérieure de l'ouverture cloacale au niveau de la commissure (branche ilio-cloacale). Un réseau ventral, dont une partie prolonge cranialement le pubis, et dont une autre sert de surface d'insertion aux fibres du muscle ventral de la ceinture ; cette dernière est reliée dorsalement au réseau précédent au voisinage de son insertion iliaque (fig. 9). Si

Source : MNHN, Paris

l'on compare ce système tendino-aponévrotique à celui du Lézard vert, en tenant compte de tous les rapports anatomiques, on retrouve les éléments d'un même plan d'organisation (fig. 10). Dans le réseau dorsal l'attache iliaque semble avoir simplement glissé cranialement, l'attache commissurale prend l'aspect d'un tendon dont la surface d'insertion distale est réduite à la lèvre postérieure, l'attache pubo-ischiatique représenterait la portion pubo-ischio-fémorale du Lézard vert. Enfin la portion postérieure du réseau ventral correspondrait au fragment ventral de la portion ilio-ischiatique qui, chez le Lézard vert, sert de même à l'insertion du muscle transverse ventral de la ceinture. La signification de la portion antérieure, est, semble-t-il, totalement différente. En effet, elle prolonge le pubis et reçoit sur toute sa longueur les fibres du muscle droit abdominal, alors que celles de l'oblique externe se cantonnent sur la partie osseuse. Par comparaison avec le Lézard vert, ce prolongement fibreux pourrait représenter la portion pré-pectinée du pubis.

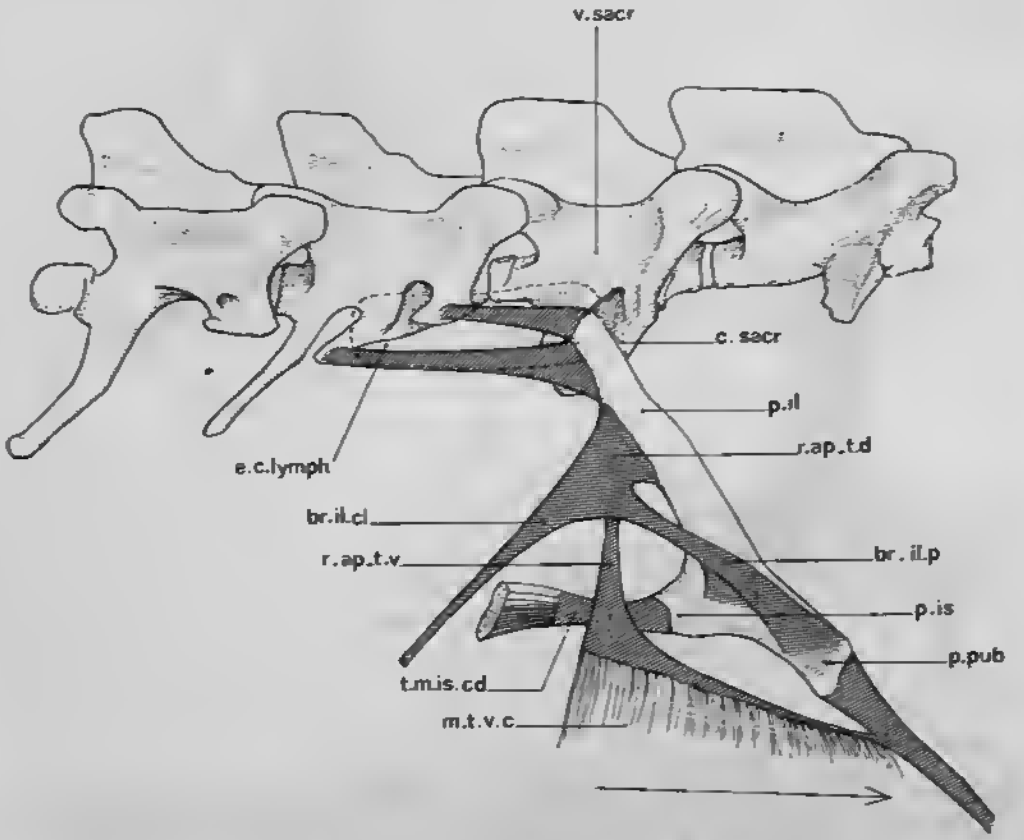


FIG. 9. — Système aponévro-tendineux chez *Anguis fragilis*.

br.il.cl., branche ilio-cloacale ; br.il.p., branche ilio-pubienne ; c.sacr., côte sacrée ; e.c.lymph., emplacement du cœur lymphatique ; m.t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture ; p.il., partie iliaque ; p.is., partie ischiatique ; p.pub., partie pubienne ; r.ap.t.d., réseau aponévro-tendineux dorsal ; t.m.is.cd., tendon du muscle ischio-caudal ; v.sacr., vertèbre sacrée.

B — Myologie.

La musculature liée à l'axe vertébral dans le tronc et la queue, se divise en deux masses (Gebenbaur, 1896 ; Vallois, 1922) innervées chacune à partir d'une branche issue du nerf rachidien. La branche dorsale se rend à la musculature épisomatique et la branche ventrale à la musculature hyposomatique dans laquelle se place le territoire cloacal. Les muscles du membre, qui appartiennent également à l'hyposome, peuvent être classés en masse dorsale et masse ventrale (Howell, 1936).

Source : MNHN, Paris

Les diverses tentatives de systématisation des muscles pelvi-cloacaux n'ont pas abouti à une classification cohérente d'un auteur à l'autre, ce que la nomenclature a traduit par un certain nombre de divergences (Cuvier, 1835 ; Stannius, 1836 ; Sanders, 1870 ; Fürbringer, 1870 ; Gadow, 1882 ; Perrin, 1893 ; Osawa, 1898 ; Nishi, 1919 ; Haines, 1935 ; Ribbing, 1938 ; Romer, 1942 ; Kriegler, 1961). Nous proposons d'adopter ici un groupement fondé sur la mise en place des ébauches chez l'embryon à un stade plus précoce que ceux étudiés jusqu'alors. L'ensemble pubo-ischio-fémoral était considéré par Cadow et Romer notamment, comme un muscle de la cuisse, alors que ces différents constituants se différencient à partir d'un massif qui ne semble pas avoir de liaison directe avec le membre.

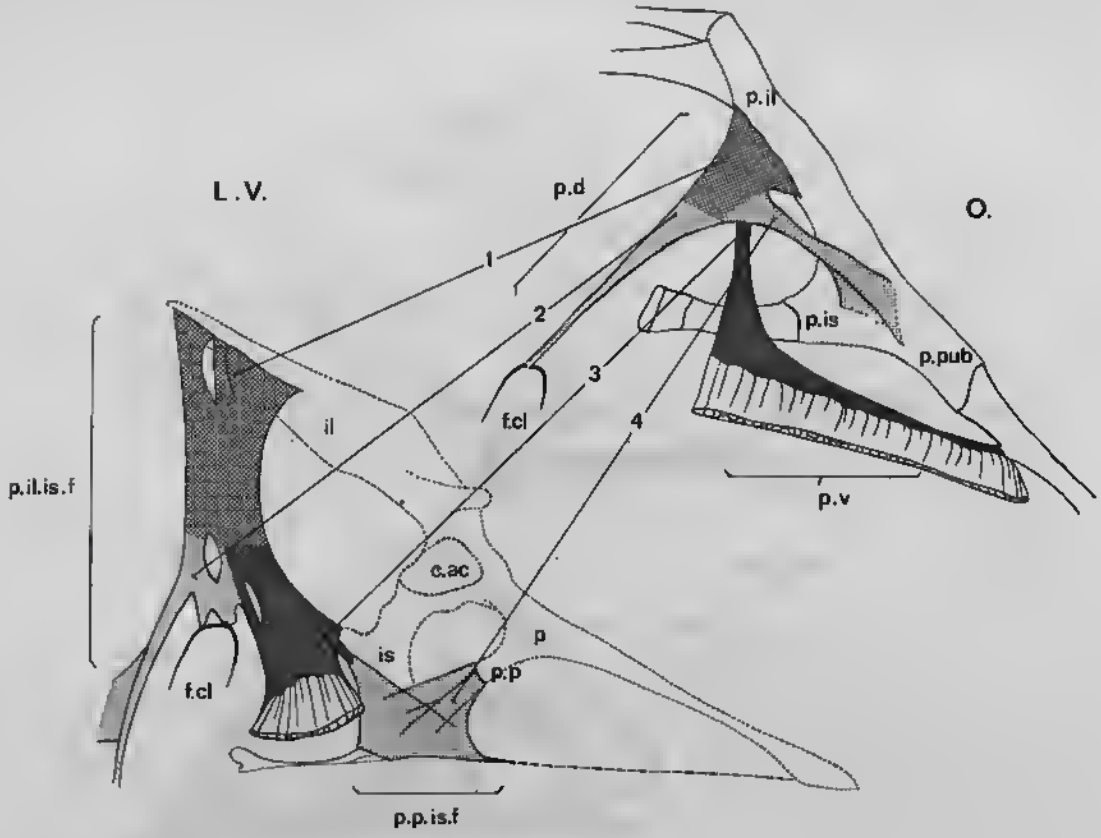


FIG. 10. — Comparaison des deux systèmes tendino-aponévrotiques du Lézard vert (L.V.) et de l'Orvet (O.).
c.ac., cavité acétabulaire ; f.cl., fente cloacale ; il., ilion ; is., ischion ; p., pubis ; p.d., partie dorsale ; p.il., partie iliaque ; p.is., partie ischiatique ; p.pub., partie pubienne ; p.il.is.f., portion ilio-ischio-fémorale ; p.p., processus pectiné ; p.p.is.f., portion pubo-ischio-fémorale ; p.v., partie ventrale.

Le complexe caudo-fémoral soulève un problème identique. L'étude d'une série morphologique choisie chez les Scincidés nous avait déjà permis de supposer que les différents faisceaux composant cet ensemble né dans la base de la queue n'étaient que secondairement annexés au membre (Casc et Renous, 1974). L'examen de la mise en place des ébauches confirme cette hypothèse. C'est pourquoi nous traiterons séparément les muscles propres de la ceinture (pubo-ischio-fémoral), les muscles de la région cloacale et des ébauches phalliques, et les muscles de la queue.

Nous décrirons le Lézard vert en premier lieu, car il présente la totalité de ces éléments.

Source : MNHN, Paris

Lacerta viridis.

1. Le tronc.

Muscles épisomatiques.

Chacun des trois muscles de l'épisome est constitué par la succession de faisceaux élémentaires recouvrant un ou plusieurs segments vertébraux (fig. 11).

Le plus médial, le transversaire épineux (*M. transversospinalis*) se compose de trois couches superposées : la couche profonde (*M. interarcualis*), dont les fibres longitudinales couvrent les arcs neuraux successifs, se loge dans la gouttière comprise entre ceux-ci et les zygapophyses ; la couche moyenne (*M. spinalis*), dont les faisceaux obliques d'arrière en avant relient les épines neurales aux ailes zygapophysaires ; enfin la couche superficielle (*M. semi spinalis*) dont les faisceaux naissent par un tendon nacré sur l'extrémité des neurépines et gagnent obliquement d'avant en arrière les ailes zygapophysaires, croisant ainsi les faisceaux de la couche précédente.

En position intermédiaire, le long dorsal (*M. longissimus dorsi*) recouvre la succession des articulations vertébro-costales. Ses dernières fibres charnues se terminent par un biseau au niveau de l'articulation de l'ilion avec la première vertèbre sacrée, et sont prolongées par une lame fibreuse parasagittale qui, constituant une cloison entre le transversaire épineux et l'ilio-costal de la queue, disparaît au niveau de la première vertèbre autotomique.

Le plus latéral, l'ilio-costal (*M. iliocostalis*) est formé de faisceaux plurisegmentaires s'étendant obliquement d'arrière en avant, c'est-à-dire dans le prolongement des faisceaux du long dorsal. Son dernier faisceau naît de tout le rebord dorsal de l'ilion jusqu'à l'épine craniale qu'il surplombe.

Muscles hyposomatiques.

L'oblique interne.

Sur les faces latéro-ventrales de chaque vertèbre, au dessous de la crête latérale (*margo lateralis*), naissent des fibres obliques vers l'arrière et en dehors qui gagnent les côtes. Le faisceau né sur la dernière présacrée se divise en deux nappes qui se fixent sur la capsule de l'articulation ilio-sacrée et sur le processus transverse de la première vertèbre sacrée. Ces derniers faisceaux du *M. obliqus internus* ont été nommés par les auteurs « carré des lombes » (*M. quadratus lumborum*).

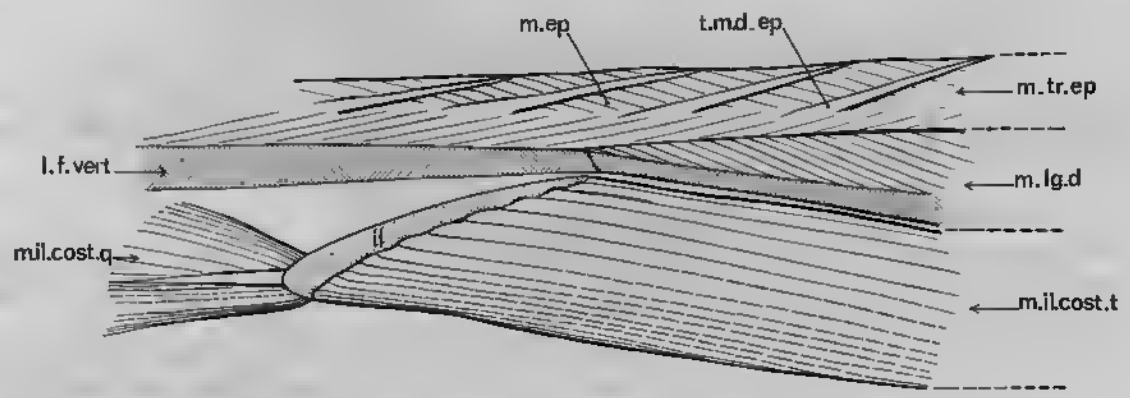


FIG. 11. — Les trois couches de la musculature épisomatique chez *Lacerta viridis*.
il., ilion ; l.f.vert., lame fibreuse verticale ; m.ep., muscle épineux ; m.il.cost.q., muscle ilio-costal de la queue ; m.il.cost.t., muscle ilio-costal du tronc ; m.lg.d., muscle long dorsal ; m.tr.ép., muscle transversaire épineux ; t.m.d.ep., tendon du muscle demi-épineux.

Source : MNHN, Paris

Les Intercostaux externes.

Les fibres de l'oblique externe (*M. obliqus externus*) naissant sur les dernières côtes s'attachent par un court tendon sur le bord ventral du processus pectiné du pubis. Les deux couches du droit abdominal (*M. rectus abdominis superficialis et profundus*) s'attachent la première médialement sur le bord antérieur de l'ischion, la seconde sur un arc fibreux tendu entre l'ischion et le processus pectiné du pubis (fig. 26, 27, 28).

2. Les muscles de la queue.

La dimension des muscles épisomatiques décroît vers l'arrière à partir du sacrum. Le transversaire épineux se simplifie et se réduit progressivement ; le long dorsal, représenté par une lame tendineuse après le sacrum, disparaît au niveau de la première vertèbre autotomique, tandis que l'iliocostal de la queue, non segmenté, se prolonge jusqu'à la 20e vertèbre.

L'hyposome prend un développement considérable dans la région post-sacrée.

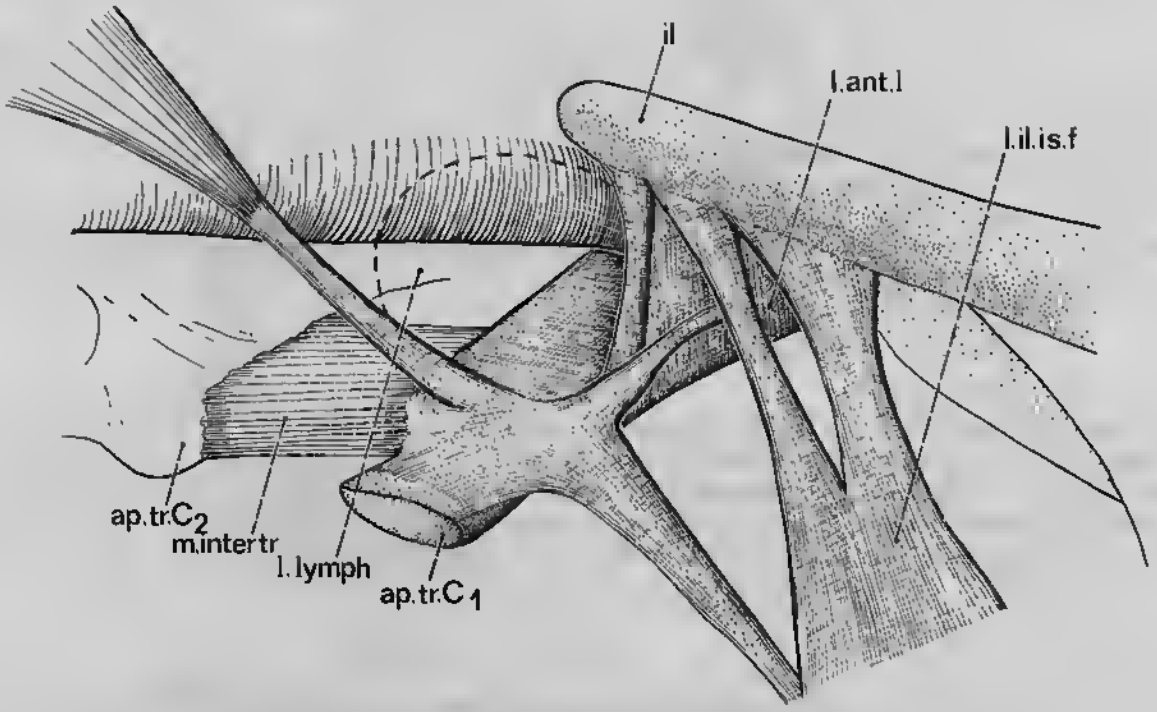


FIG. 12. — Schéma de la loge lymphatique chez *Lacerta viridis*.
ap.tr.C12, apophyse transverse des deux premières vertèbres caudales ; il., ilion ; l.ant.l., limite antérieure de la loge ; l.il.is.f., ligament ilio-ischio-fémoral ; l.lymph., loge lymphatique ; m.intertr., muscles intertransversaires.

Nous décrirons ces muscles à partir des couches profondes.

Les muscles intertransversaires (*M. intertransversarii*) constituent une cloison charnue reliant entre elles les apophyses transverses des vertèbres caudales. Le premier faisceau participe à la formation du plancher de la loge lymphatique (fig. 12).

Le muscle ischio-caudal (*M. ischiocaudalis*) (fig. 13) naît par un long tendon sur la tubérosité ischiatique. Il constitue dans la base de la queue l'essentiel de la masse charnue profonde, fermant l'espace rénal qui prolonge la cavité générale jusqu'en arrière de la ceinture. C'est un muscle bipenné dont la majorité des fibres se terminent sur le ligament qui joint les extrémités ventrales des 2e, 3e, 4e et 5e arcs hémaux (fig. 13) ; par des fibres longues, il pénètre dans le territoire de la musculature segmentaire de la queue, sans être interrompu par les myoseptes qui décrivent dans l'espace une série de

Source : MNHN, Paris

demi-cônes emboîtés, et il se termine sur le corps de la 9e vertèbre caudale. Par conséquent, le muscle ischio-caudal franchit trois fissures autotomiques ce qui nous permet de mettre en doute le fonctionnement possible de la première.

Le caudo-fémoral (*M. caudo femoralis*) constitue un vaste ensemble dans lequel, si l'on tient compte des origines et des relations avec le ligament caudo-fémoral, les auteurs ont reconnu différents muscles (Gadow, 1882 ; Nishi, 1919).

C'est à partir d'une lame fibreuse fixée sur la face dorsale du fémur, que se détache le ligament caudo-fémoral, base architecturale du système. Ce ligament s'épanouit vers l'arrière en une lame qui se recourbe en gouttière. Un faisceau s'élève à partir du bord médial de la gouttière et rejoint dorsalement les fibres d'un second faisceau issu de la portion ilio-ischiatique du complexe fibreux (fig. 14) qui croise la gouttière ; les deux réunis atteignent la deuxième côte sacrée. Un autre faisceau s'élève à partir du bord latéral de la gouttière jusqu'au ligament ilio-ischiatique. De la face médiale de ce dernier partent des fibres qui atteignent les faces ventro-latérales des 5 premières caudales.

De la plus grande partie des deux faces du ligament caudo-fémoral naissent des fibres qui coulissent dans l'anneau constitué par le ligament ilio-ischiatique, ses attaches à l'ischion et le fléchisseur crural (*pubo-ischio-tibialis*). Elles s'insèrent depuis la région sacrée en arrière des intercentres, et au delà de la limite du muscle précédent, sur les faces ventro-latérales des corps vertébraux, après la 5e vertèbre et jusqu'à la 1re autotomique. Les fibres ventrales gagnent de plus les faces latérales des os chevrons (fig. 15, 16). Cet ensemble comprend donc cinq éléments se répartissant en deux groupes en fonction de leur attache distale. Trois d'entre eux (le 1, 3 et 5 de la fig. 14) atteignent le ligament caudo-fémoral ; les deux autres (2 et 4 de la fig. 14) rejoignent respectivement les deux faces du ligament ilio-fémoral. Ces derniers n'ont pas de relation directe avec le ligament caudo-fémoral et certains auteurs ont déjà reconnu dans l'un d'eux un muscle sacro-caudal (Ribbing, 1938), ou sacro-crural (Nishi, 1919 b).

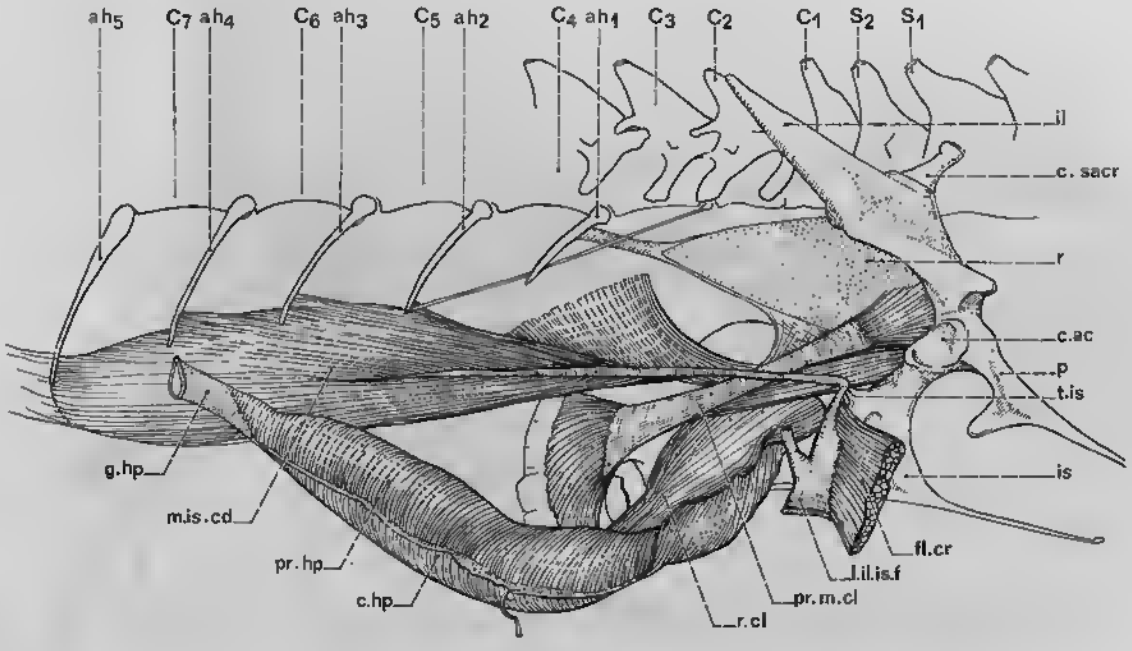


FIG. 13. — Le muscle ischio-caudal (*Lacerta viridis*).

a.h. 1, 2, 3, 4, 5, arcs hémaux ; C1, C2, C3... C7, vertèbres caudales ; c.ac., cavité acétabulaire ; c.sacr., côtes sacrées ; c.hp., constricteur de l'hémipénis ; fl.cr., muscle fléchisseur crural ; g.hp., gaine de l'hémipénis ; il., ilion ; is., ischion ; l.il.is.f., ligament ilio-ischio-fémoral ; m.is.cd., muscle ischio-caudal ; p., pubis ; pr.m.cl., protracteur médial du cloaque ; pr.hp., muscle protracteur de l'hémipénis ; r., rein ; r.cl., muscle rétracteur du cloaque ; S1, S2, vertèbres sacrées ; t.is., tubérosité ischiatique.

Source : MNHN, Paris

Le muscle abducteur latéral de la queue (*M. abductor caudae lateralis*) forme une masse superficielle qui, issue de l'apophyse transverse de la 1re caudale par un robuste tendon et des quatre suivantes par des fibres charnues, s'engage vers l'arrière dans un demi-cône de la musculature segmentaire, au niveau de la 1re vertèbre autotomique. L'aponévrose sous-jacente au muscle abducteur latéral de la queue définit un plan de clivage entre ce dernier et ceux situés au-dessous.

3. Les muscles de la région cloacale et des ébauches phalliques.

L'ouverture transversale du cloaque permet de séparer deux ensembles musculaires. En avant d'elle, le transverse ventral de la ceinture, le transverse de la lèvre craniale du cloaque et l'oblique du cloaque, en arrière, le transverse de la lèvre caudale, les muscles protracteurs et rétracteurs du pénis et de la lèvre caudale.

Les muscles transverses ventraux de la ceinture (*M. tranversus ventralis pelvis*) constituent une sangle interrompue sur la ligne médio-ventrale par l'hypoischion (fig. 17). Leurs fibres naissent sur le ligament iléo-ischiatique et se fixent sur le bord postérieur de l'ischion et toute la longueur de l'hypoischion ; certaines n'atteignent pas la ligne médio-ventrale et s'attachent à la peau.

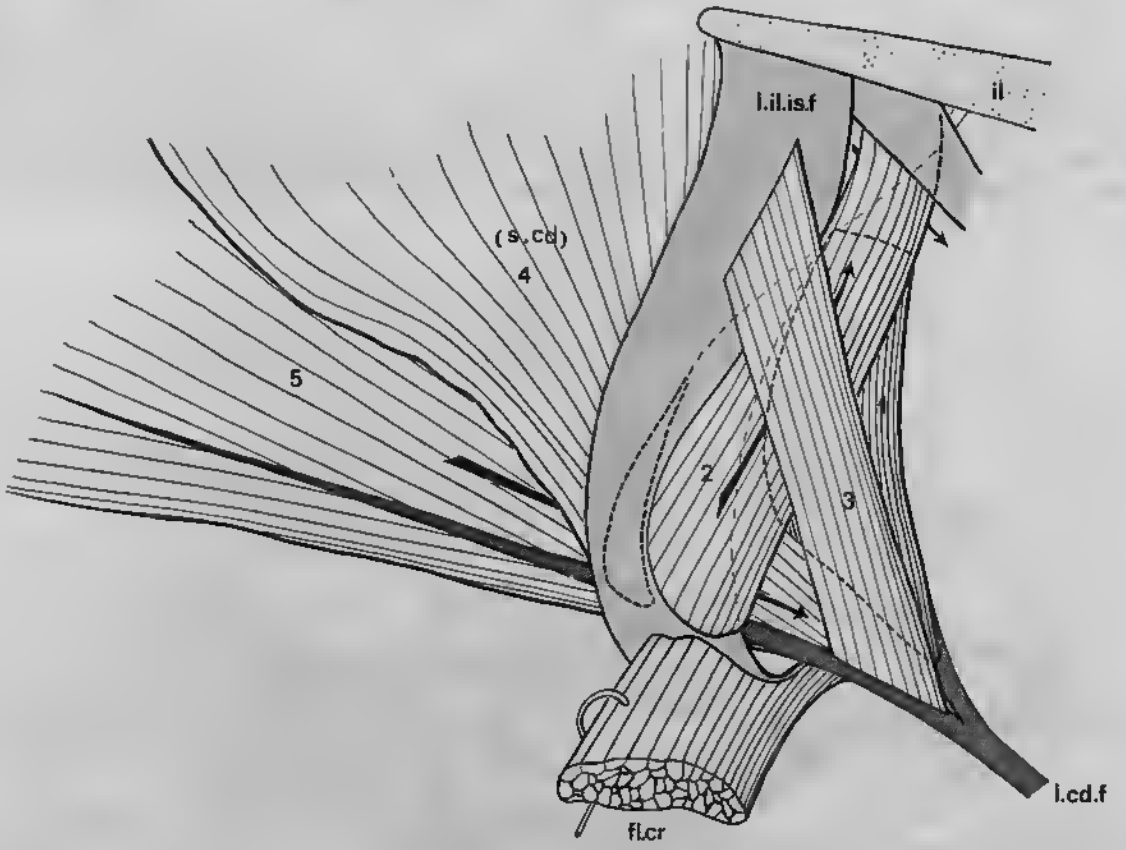


FIG. 14. — Schématisation de l'organisation du muscle caudo-fémoral chez *Lacerta viridis*.
1, 2, 3, 4, 5, les différents chefs du muscle caudo-fémoral ; fl.cr., muscle fléchisseur crural ; il., ilion ; l.cd.f., ligament caudo-fémoral ; s.cd., muscle sacro-caudal.

Le muscle transverse de la lèvre craniale (*M. transversus cranialis cloacae*) forme un bourrelet charnu en arrière du précédent composé de deux faisceaux (fig. 17) qui se détachent du ligament iléo-ischiatique. Le plus dorsal gagne la lèvre antérieure au voisinage de la commissure, le plus ventral atteint la ligne médiane (fig. 18).

Source : MNHN, Paris

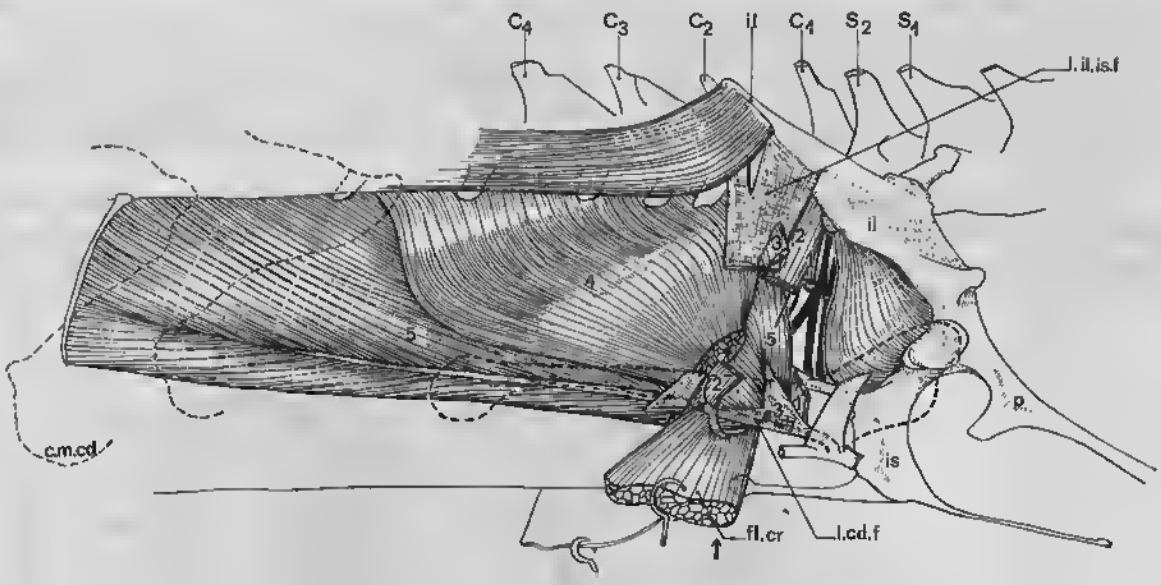


FIG. 15. — Le muscle caudo-fémoral de *Lacerta viridis* (le fémur est figuré en tirets).

C1, C2, C3, C4, vertèbres caudales ; c.m.cd., cônes de la musculature caudale ; fl.cr., fléchisseur crural ; il., ilion ; is., ischion ; l.cd.f., ligament caudo-fémoral ; l.il.is.f., ligament ilio-ischio-fémoral ; s.cd., muscle sacro-caudal ; p., pubis ; S1, S2, vertèbres sacrées ; 1, 2, 3, 4, 5, les différents chefs du muscle caudo-fémoral.

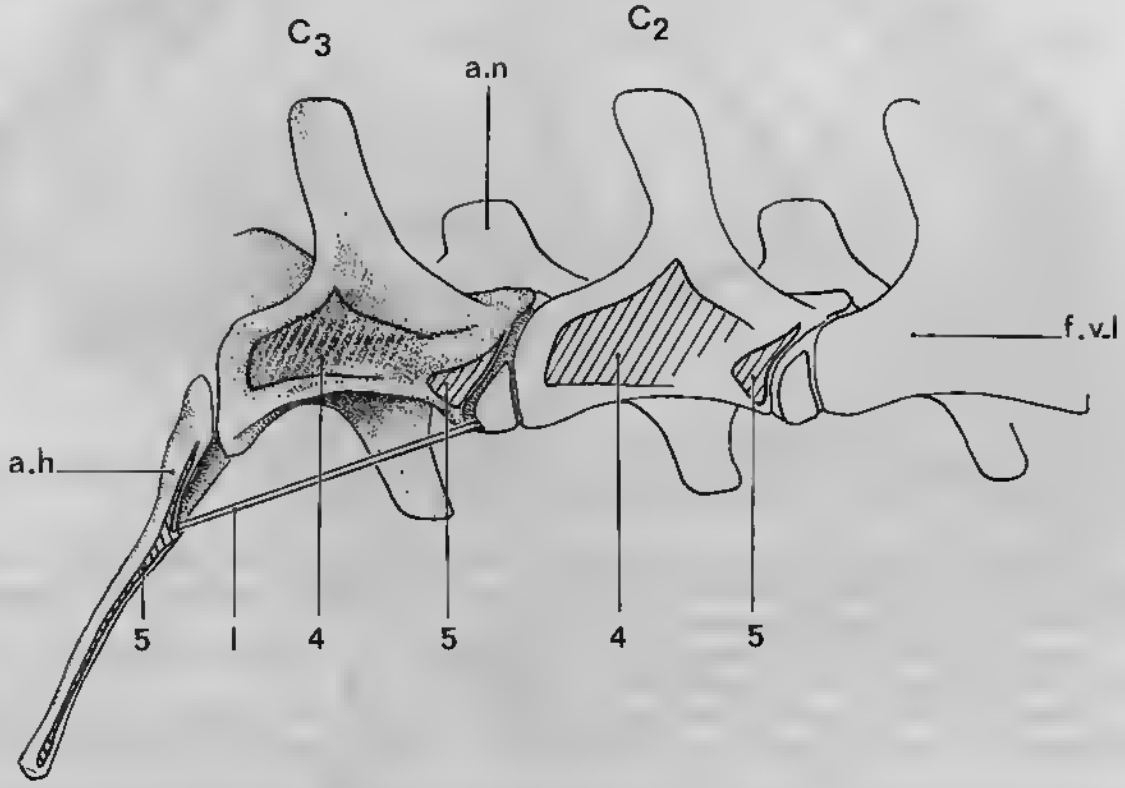


FIG. 16. — Insertions des chefs postérieurs du muscle caudo-fémoral de *Lacerta viridis*.

a.h., arc hémal ; a.n., arc neural ; C2-C3, vertèbres caudales ; f.v.l., face ventro-latérale de la vertèbre ; l., ligament ; 1, 2, 3, 4, 5, chefs du muscle caudo-fémoral.

Source : MNHN, Paris

Le muscle oblique du cloaque (*M. obliquus cloacae*), mince bandelette plus dorsale, passe obliquement en arrière et en bas sur la commissure pour rejoindre la lèvre postérieure du cloaque.

Le muscle transverse de la lèvre caudale (*M. transversus caudalis cloacae*), plus volumineux que le transverse cranial, s'étire vers l'arrière en direction dorsale, passe sous le ligament ilio-cloacal et le rétracteur du cloaque et s'attache sur l'aponévrose qui s'étend sous le muscle abducteur latéral de la queue.

Le muscle protracteur latéral du cloaque (*M. protractor cloacae lateralis*) naît de la face médiale du ligament ilio-ischiatique, emprunte une boutonnière pour se fixer sur le ligament iléo-cloacal ; ce dernier forme avec son symétrique un système de cordons obliques fixés à la peau en arrière de la plaque post-anale.

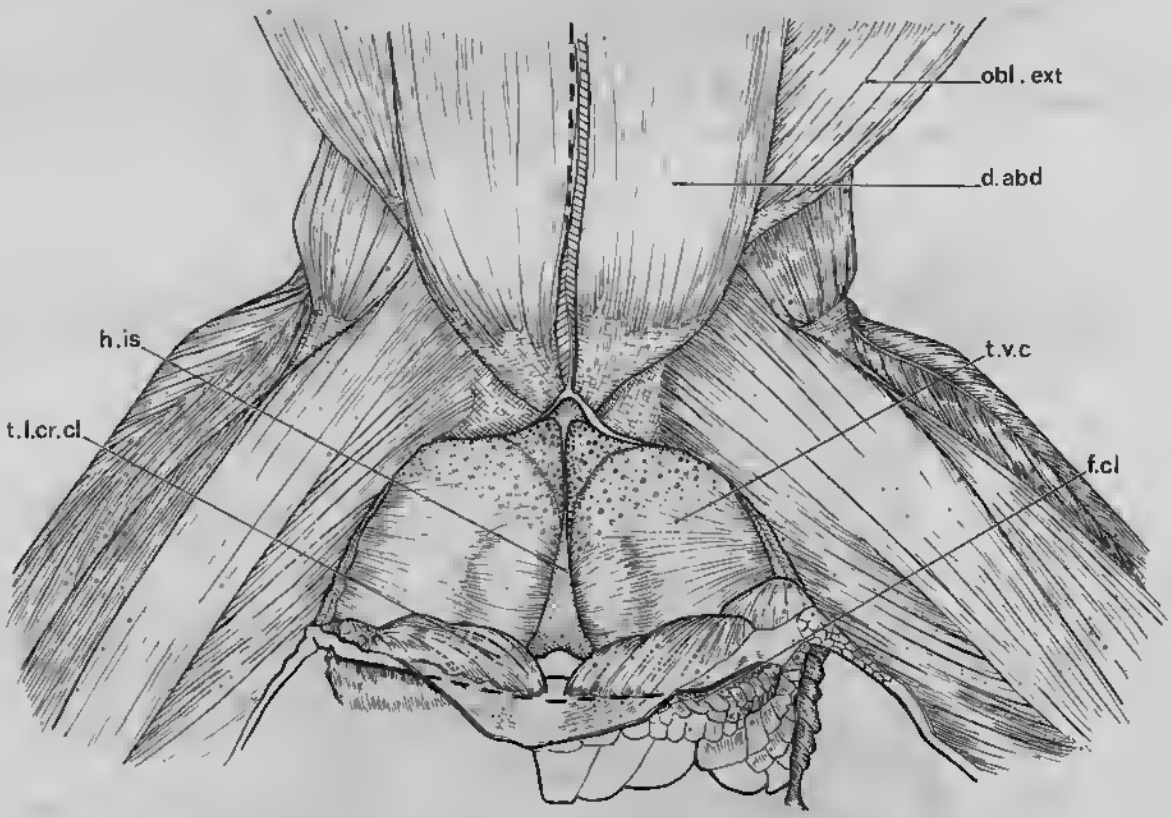


FIG. 17. — Vue ventrale superficielle de la région pelvi-cloacale de *Lacerta viridis*.
d.abd., muscle droit abdominal ; f.cl., fente cloacale ; h.is., hypoischion ; obl.ext., muscle oblique externe ; t.l.cr.cl., muscle transverse de la lèvre craniale du cloaque ; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture.

Ce système est doublé sur la face médiale par un muscle digastrique (*M. protractor cloacae medialis*) (fig. 13), né cranialement de la capsule rénale et qui s'épanouit largement pour s'attacher à la peau en arrière de la plaque post-anale.

La gaine des hémipénis est recouverte sur sa face latéro-dorsale par deux muscles dont la plus grande partie des fibres se soude latéralement à la peau.

L'antérieur[1] (fig. 19) né de la paroi cloacale atteint la base de l'hémipénis où il entre en relation par quelques fibres avec une aponévrose superficielle et le muscle suivant. Le postérieur[2] provenant

1. La terminologie basée sur la fonction s'applique particulièrement mal à ce type de muscle dont les attaches sont mobiles. Ainsi ces muscles de la base du phallus pourraient être considérés soit comme des rétracteurs vis-à-vis du cloaque, soit des protracteurs vis-à-vis de l'hémipénis.

2. Voir note précédente.

Source : MNHN, Paris

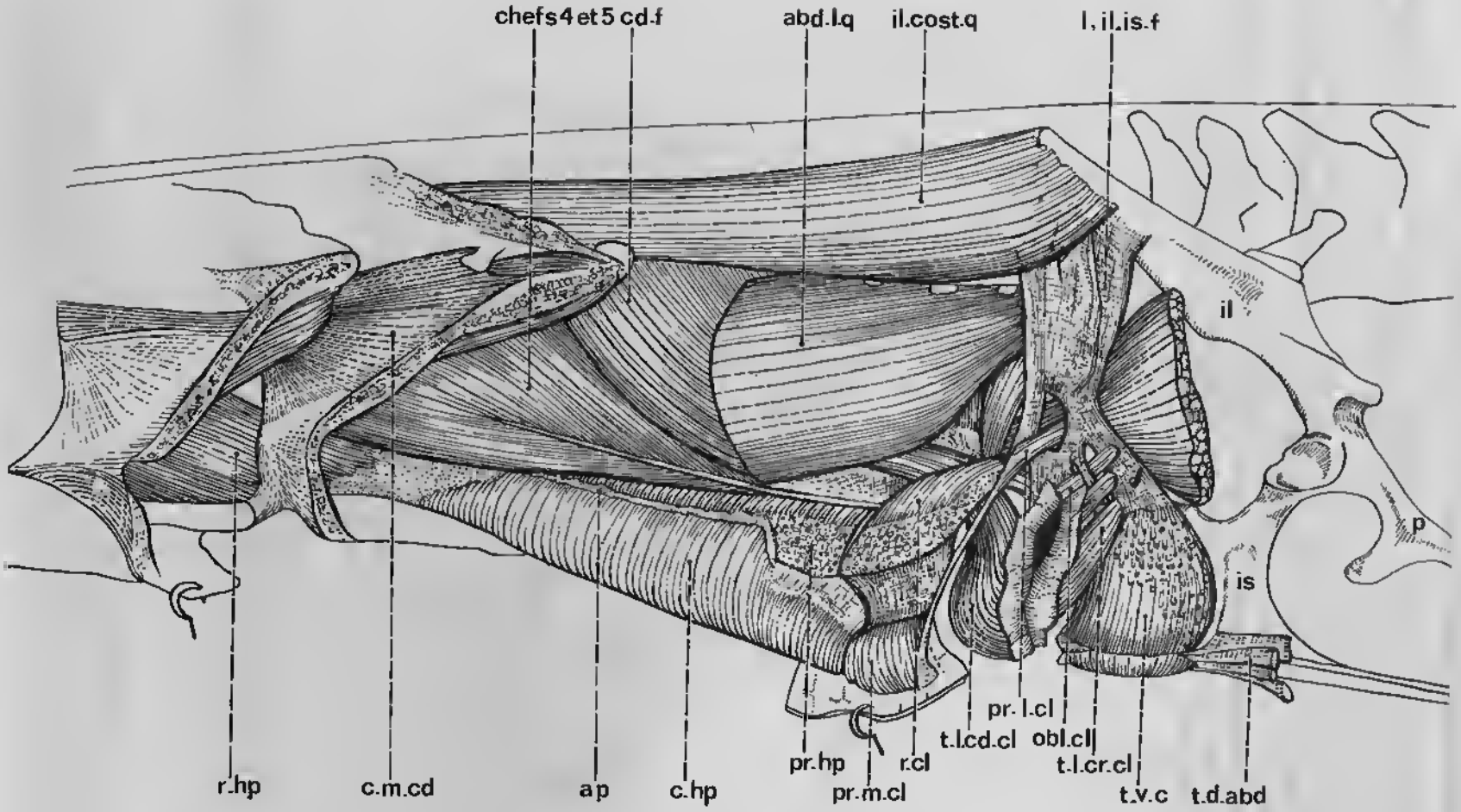


FIG. 18. — Vue latérale droite de la région cloacale chez *Lacerta viridis*.

abd.l.q., muscle abducteur latéral de la queue ; c.m.cd., cônes de la musculature caudale ; c.hp., muscle constricteur de l'hémipénis ; il. cost.q., muscle ilio-costal de la queue ; l.il.is.f., ligament ilio-ischio-fémoral ; obl.cl., muscle oblique du cloaque ; pr.l.cl., muscle protracteur latéral du cloaque ; pr.m.cl., muscle protracteur médial du cloaque ; pr.hp., muscle protracteur de l'hémipénis ; r.cl., muscle rétracteur du cloaque ; r.hp., muscle rétracteur de l'hémipénis ; t.d.abd., tendon du muscle droit abdominal ; t.l.cd.cl., muscle transverse de la lèvre caudale du cloaque ; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture ; chefs 4 et 5 cd.f., chefs 4 et 5 du caudo-fémoral.

Source : MNHN, Paris

de la paroi cloacale en arrière du précédent, s'étend jusqu'à la gaine de l'hémipénis où il est séparé du muscle compresseur de cet organe par l'attache de l'aponévrose sous-jacente au muscle abducteur latéral de la queue.

Le muscle compresseur de l'hémipénis (*M. compressor penis*) est constitué de fibres transversales recouvrant par la face ventrale la gaine de l'hémipénis depuis le septum conjonctif médio-ventral jusqu'à l'aponévrose sous-jacente au muscle abducteur latéral de la queue.

À son extrémité postérieure, la gaine de l'hémipénis est reliée à l'axe vertébral par le muscle grand rétracteur de l'hémipénis (*M. retractor penis*), un muscle conique qui, franchissant le niveau de la première vertèbre autotomique, passe sous les premiers cônes de la musculature caudale.

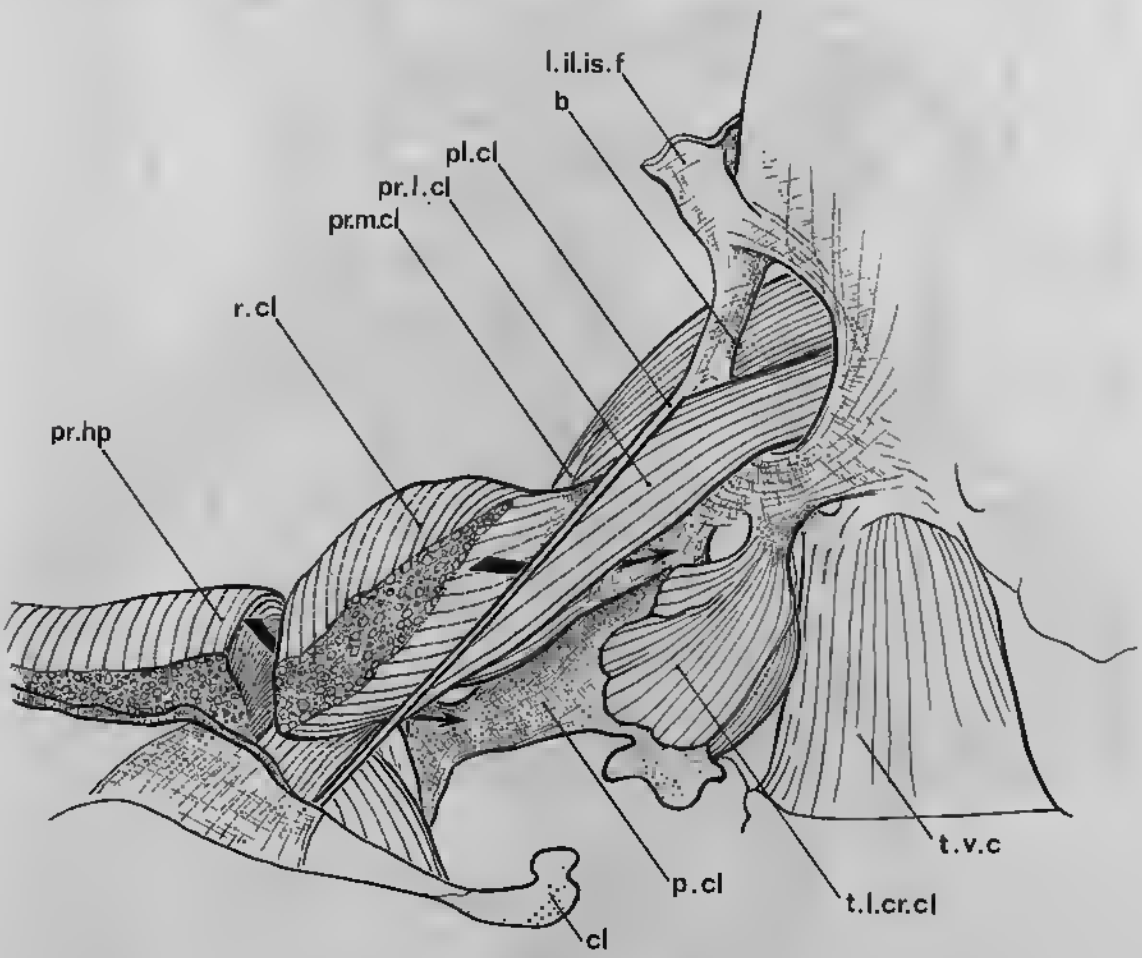


FIG. 19. — Détail de la région cloacale.

b., boutonnière; cl., cloaque ouvert; l.il.is.f., ligament ilio-ischio-fémoral; p.cl., paroi du cloaque; pl.cl., prolongement cloacal; pr.l.cl., muscle protracteur latéral du cloaque; pr.m.cl., muscle protracteur médial du cloaque; pr.hp., muscle protracteur de l'hémipénis; r.cl., muscle rétracteur du cloaque; t.l.cr.cl., muscle transverse de la lèvre craniale du cloaque; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture.

4. Les muscles propres de la ceinture.

Le muscle pubo-ischio-fémoral interne (*M. pubo ischio femoralis internus*) (fig. 20) comprenant trois chefs, relie les faces médiales des portions ventrales de la ceinture à des régions distinctes de la face médiale de la tête fémorale. Les fibres du chef postérieur (ischio-fémoral) se détachent du bord

Source : MNHN, Paris

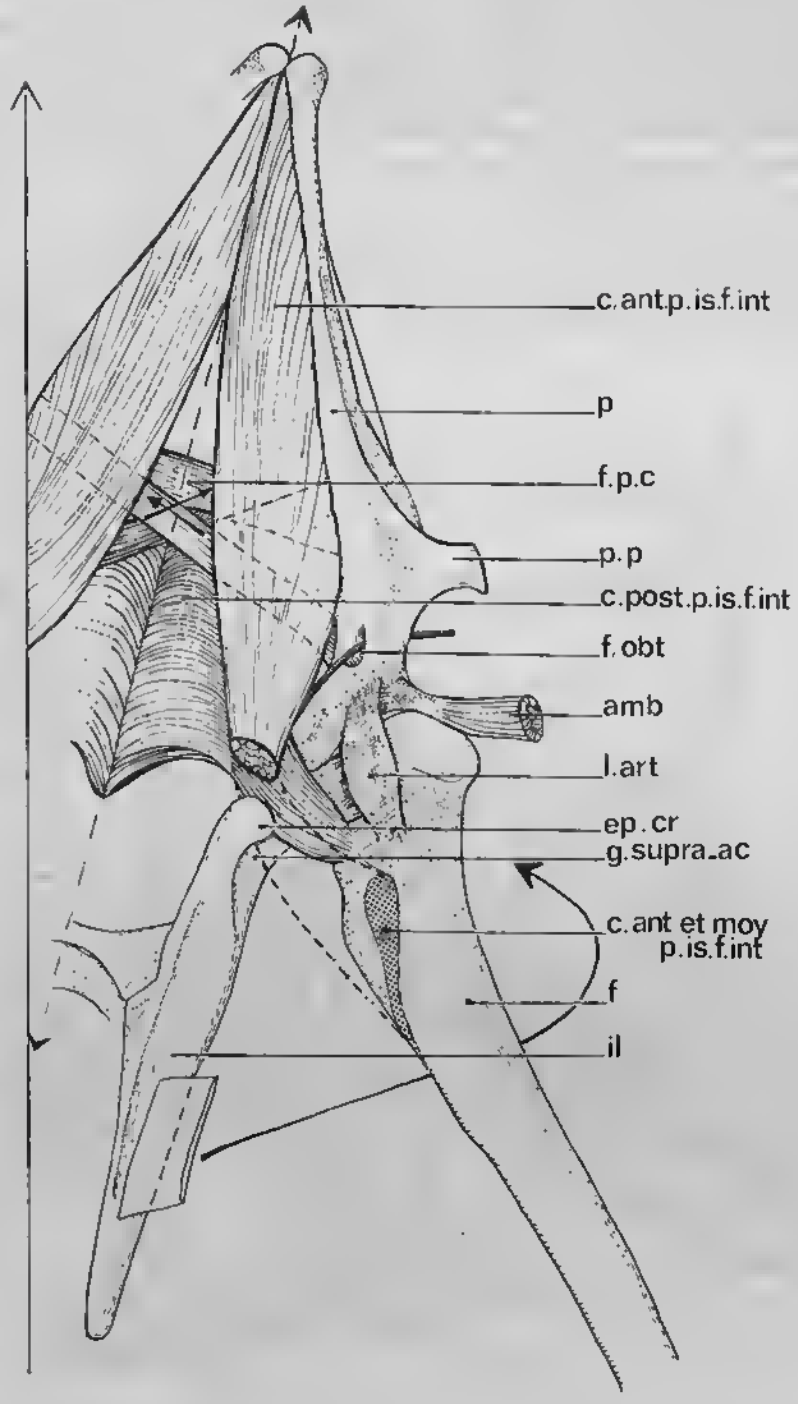


FIG. 20. — Muscle pubo-ischio-fémoral interne de *Lacerta viridis*.

amb., muscle ambiens ; c.ant.p.is.f.int., chef antérieur du muscle pubo-ischio-fémoral interne ; c.moy.p.is.f.int., chef moyen du même muscle ; c.post.p.is.f.int., chef postérieur du même muscle ; ep.cr., épine craniale de l'ilion ; f., fémur ; f.obt., foramen obturateur ; f.p.c., faisceaux postérieurs croisés ; g.supra.ac., gorge supra-acétabulaire ; il., ilion ; l.art., ligament articulaire ; p., pubis ; p.p., processus pectiné.

Source : MNHN, Paris

médian de l'ischion depuis la racine de l'hypoischion jusqu'au cartilage préischiatique et couvrent toute la face médiale de l'ischion, s'élèvent jusqu'à la base acétabulaire de l'ilion puis se recourbe pour passer sous l'épine craniale. Elles empruntent alors la gorge supra-acétabulaire pour converger sur la face médiale du fémur, immédiatement en arrière du condyle articulaire, sur le rebord de la gouttière fémorale. Les fibres du chef moyen (pubo-ischio-femoral) naissent de toute la surface de la lame fibreuse qui unit les deux symphyses et de la symphyse pubienne. Elles s'élèvent dorsalement, se recourbent pour recouvrir le chef précédent dans la gorge supra-acétabulaire et atteignent en arrière le même rebord sur le fémur.

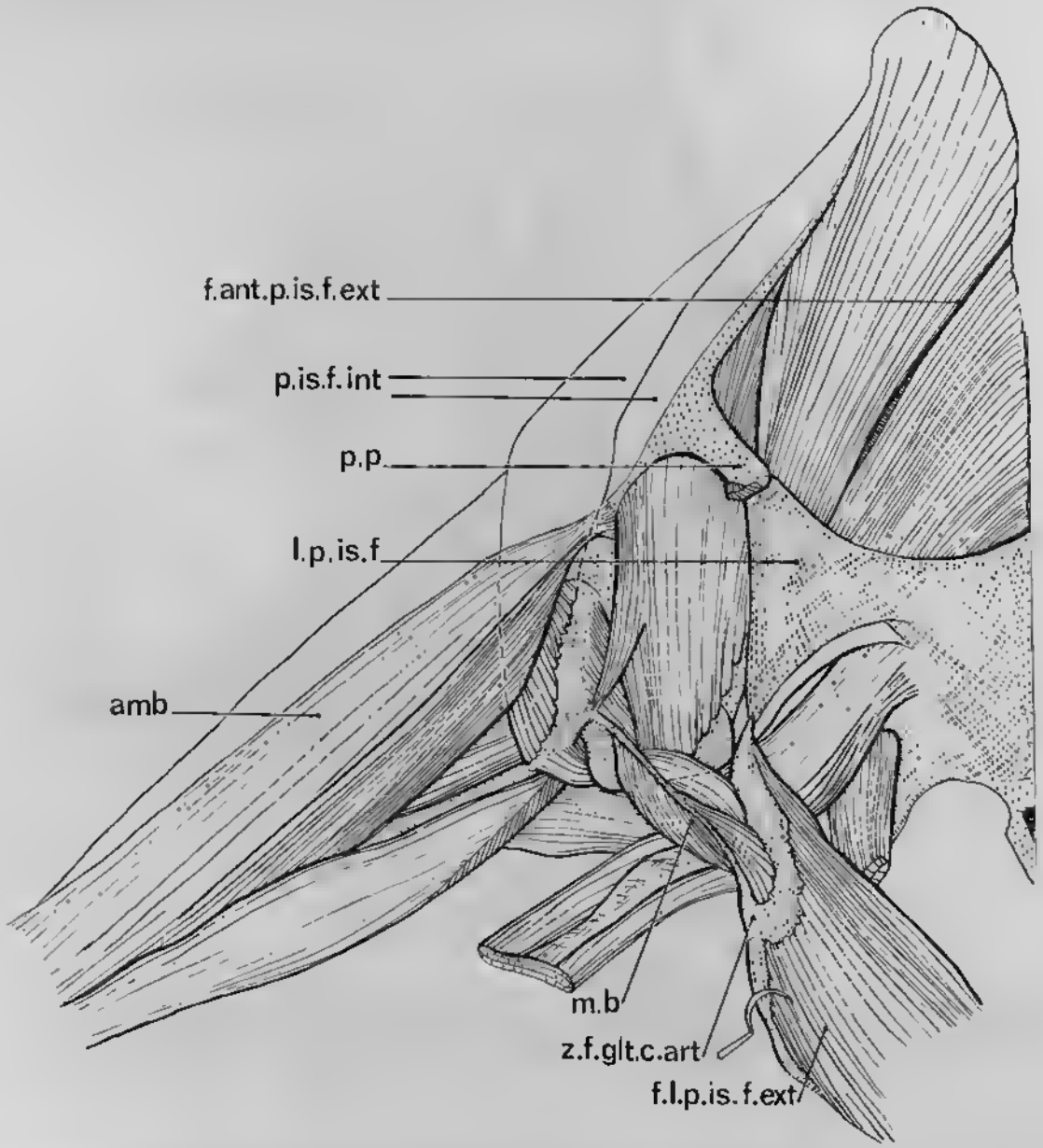


FIG. 21. — Muscle pubo-ischio-fémoral externe de *Lacerta viridis*.
(le faisceau latéral est récliné pour montrer sur sa face profonde le petit faisceau bipenné qui s'attache sur le grand trochanter).
amb., muscle ambiens ; f.ant.p.is.f.ext., faisceau antérieur du muscle pubo-ischio-fémoral externe ; f.l.p.is.f.ext., faisceau latéral du même muscle ; l.p.is.f., ligament pubo-ischio-fémoral ; m.b., muscle bipenné ; p.is.f.int., muscle pubo-ischio-fémoral interne ; p.p., processus pectiné ; z.f.glt.c.art., zone fibreuse glissant sur le condyle articulaire.

Source : MNHN, Paris

Enfin, les fibres du chef antérieur, provenant de toute la longueur du bord médial du pubis, se joignent aux fibres du faisceau précédent au niveau de la gorge supra-acétabulaire de l'ilion.

Des deux bords du pubis partent des fibres qui constituent deux faisceaux croisés encadrant en quelque sorte le processus pectiné.

Le muscle pubo-ischio-fémoral externe (fig. 21, 22) (*M. pubo ischio femoralis externus*) comprend deux faisceaux ventraux de taille inégale et un latéral. L'antérieur, volumineux, est en partie recouvert par la portion pubo-ischio-fémorale du système ligamentaire. Il s'insère d'avant en arrière depuis l'extrémité craniale du pubis sur la symphyse et le ligament inter-symphysaire jusqu'à l'ischion dont il occupe tout le bord antérieur jusqu'à la base de la lame. L'ensemble de ses fibres constitue une nappe épaisse qui emprunte vers l'arrière la gorge ventrale du processus pectiné pour atteindre le trochanter fémoral. Une lame tendineuse interne divise le muscle en une portion dorsale et une portion ventrale.

Le second faisceau ventral, totalement masqué par le complexe ligamentaire, occupe toute la surface de la fosse postérieure de l'ischion, et gagne la base du trochanter fémoral sur le bord latéral de la gouttière médio-ventrale.

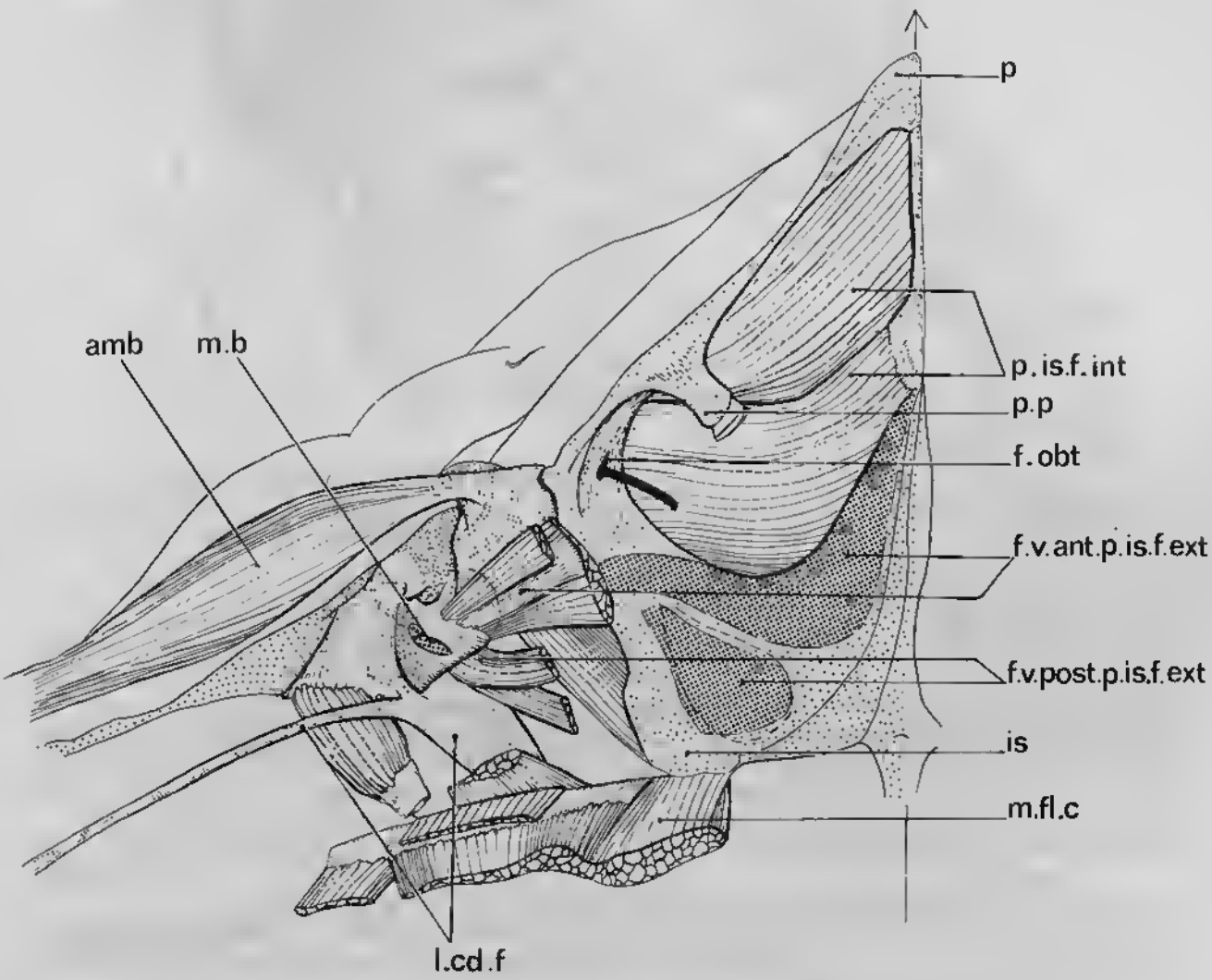


FIG. 22. — Origines et insertions des faisceaux ventraux du muscle pubo-ischio-fémoral externe.
amb., muscle ambiens ; f.obt., foramen obturateur ; f.v.ant.p.is.f.ext., faisceau ventral antérieur du muscle pubo-ischio-fémoral externe ; f.v.post.p.is.f.ext., faisceau ventral postérieur du même muscle ; is., ischion ; l.cd.f., ligament caudo-fémoral ; m.fl.c., muscles fléchisseurs de la cuisse ; m.b., muscle bipenné ; p., pubis ; p.is.f.int., muscle pubo-ischio-fémoral interne ; p.p., processus pectiné.

Source : MNHN, Paris

Le faisceau latéral (fig. 23) suit la poutrelle pubienne depuis la symphyse pubienne et l'extrémité craniale du pubis, et repose sur la face dorsale du processus pectiné. Il se termine sur une zone fibreuse glissant sur le condyle articulaire en relation avec le complexe ligamentaire. À ce niveau de la face profonde du muscle naît un faisceau court et bipenné qui se fixe sur le trochanter du fémur.

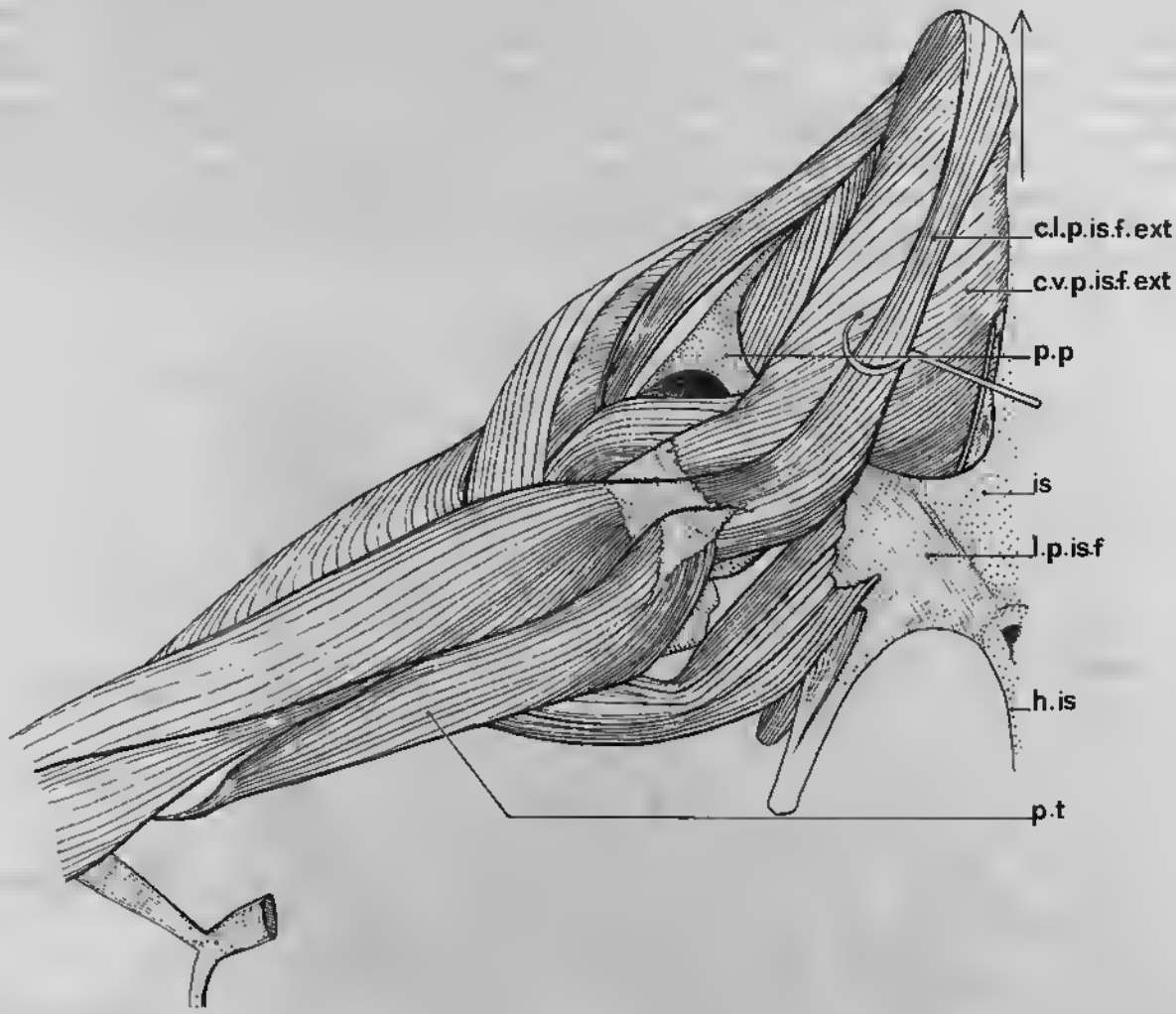


FIG. 23. — Faisceau latéral du muscle pubo-ischio-fémoral externe.
c.l.p.is.f.ext., chef latéral du muscle pubo-ischio-fémoral externe; c.v.p.is.f.ext., chefs ventraux de ce même muscle; h.is., hypoischion; is., ischion; l.p.is.f., ligament pubo-ischio-fémoral; p.p., processus pectiné; p.t., muscle pubo-tibial.

5. La région fémorale.

a) Face d'extension.

Le muscle ilio-fémoral (*M. ilio femoralis*) (fig. 24) constitue une lame (= ruban) musculaire qui, issu du prolongement caudal (= postérieur) de la gorge supra-acétabulaire atteint la diaphyse fémorale, dans sa région moyenne, face médiale.

Le muscle ilio-fibulaire (*M. ilio fibularis*), naît en arrière du précédent sur le bord ventral de la lame iliaque et de la seconde côte sacrée, se divise dès son origine en deux lames, une courte qui gagne la région antérieure de la diaphyse, en situation médio-dorsale, une longue qui gagne le péroné.

Source . MNHN, Paris

L'ensemble quadriceps fémoral comprend quatre unités musculaires : deux longues en relation avec la ceinture et deux courtes provenant de la diaphyse.

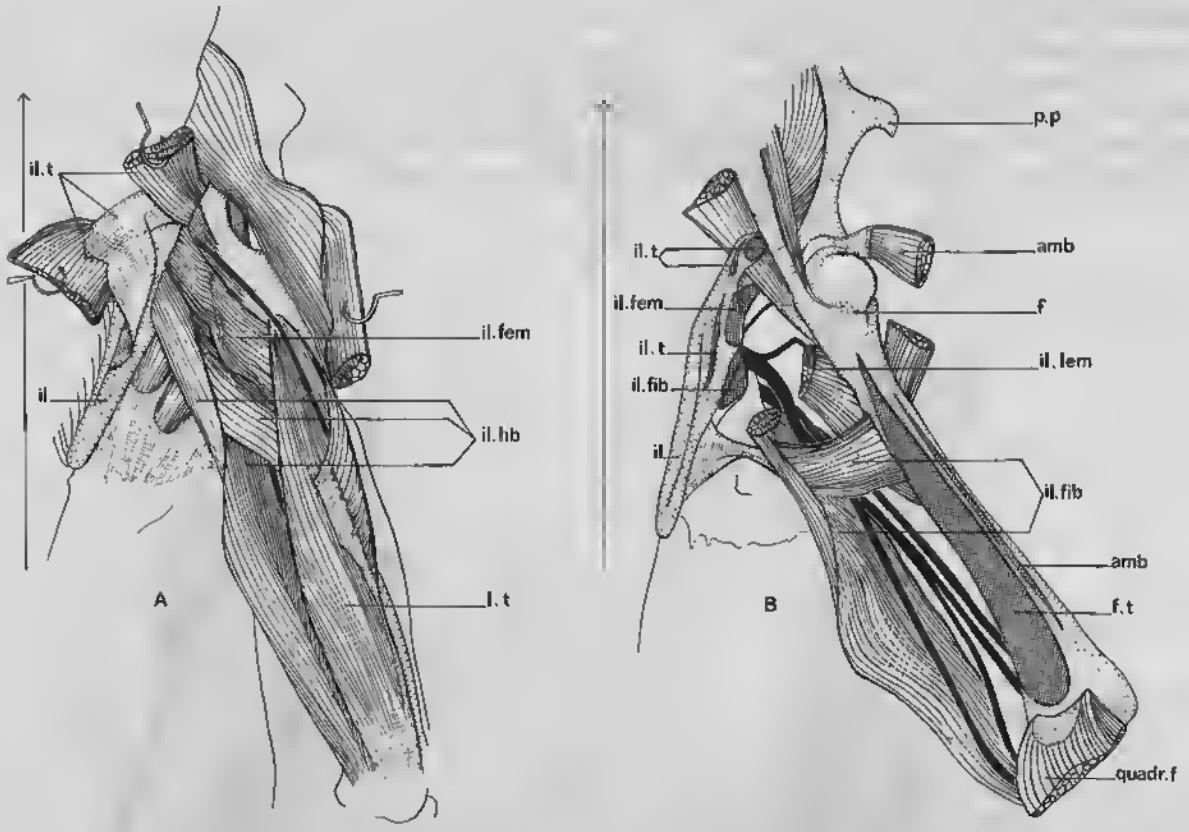


FIG. 24. — Muscles ilio-fémoral, ilio-fibulaire et quadriceps fémoral.

A — plan superficiel. B — plan profond.

amb., muscle ambiens ; f.t., muscle fémoro-tibial ; f., fémur ; il., ilion ; il.fem., muscle ilio-fémoral ; il.fib., muscle ilio-fibulaire ; il.t., muscle ilio-tibial ; p.p., processus pectiné ; quadr.f., quadriceps fémoral.

Le muscle ilio-tibial (*M. iliotibialis*) naît sur la face médiale de l'épine craniale de l'ilion par des fibres charnues et par une lame tendineuse superficielle qui reçoit transversalement une large bride issue du tiers moyen du bord dorsal de l'ilion (fig. 25).

Le muscle ambiens naît par un tendon d'une lame fibreuse fixée au pubis et à l'ischion sur le rebord de l'acétabulum, et au trochanter du fémur. Ce muscle s'allonge dans l'espace ménagé par les deux faisceaux profonds du quadriceps, adhérant à la diaphyse par sa face profonde. Ses fibres se distribuent distalement sur une lame tendineuse limitant latéralement le muscle ilio-tibial.

Les deux unités profondes du quadriceps constituent le muscle fémoro-tibial. Leurs aires d'insertion, vastes distalement, se situent de part et d'autre de celle de l'ambiens, l'une dorsale, l'autre latérale.

Les fibres des quatre unités se réunissent au niveau du genou, et sont prolongées par un robuste tendon patellaire.

b) Face de flexion.

Le muscle pubo-tibial (*M. pubotibialis*) (fig. 26, 27, 28) se situe au niveau de la cuisse dans le prolongement du précédent, naissant sur la zone fibreuse citée plus haut. Ses fibres constituent un ruban

Source : MNHN, Paris

qui croise les autres muscles, passe dans une coulisse constituée par le tendon distal du fléchisseur tibial externe et gagne la face de flexion du tibia.

Le muscle adducteur du fémur (*M. adductor femoris*), de forme trapézoïdale, provient du bord postérieur du ligament pubo-ischio-fémoral. Il prend en écharpe l'extrémité proximale du fémur, en coulissant dans la gouttière médio-ventrale et vient s'attacher sur la face correspondante de la diaphyse.

Le muscle fléchisseur tibial externe (*M. flexor tibialis externus*) naît sur la branche antéro-ventrale de la lame ilio-ischiatique fixée au bord postérieur de l'ischion. Ses fibres convergent sur un tendon bifurqué dont une partie adhère aux muscles de la jambe et dont l'autre passant entre les deux os du zeugopode pour se fixer sur le tibia et parfois même sur le péroné.

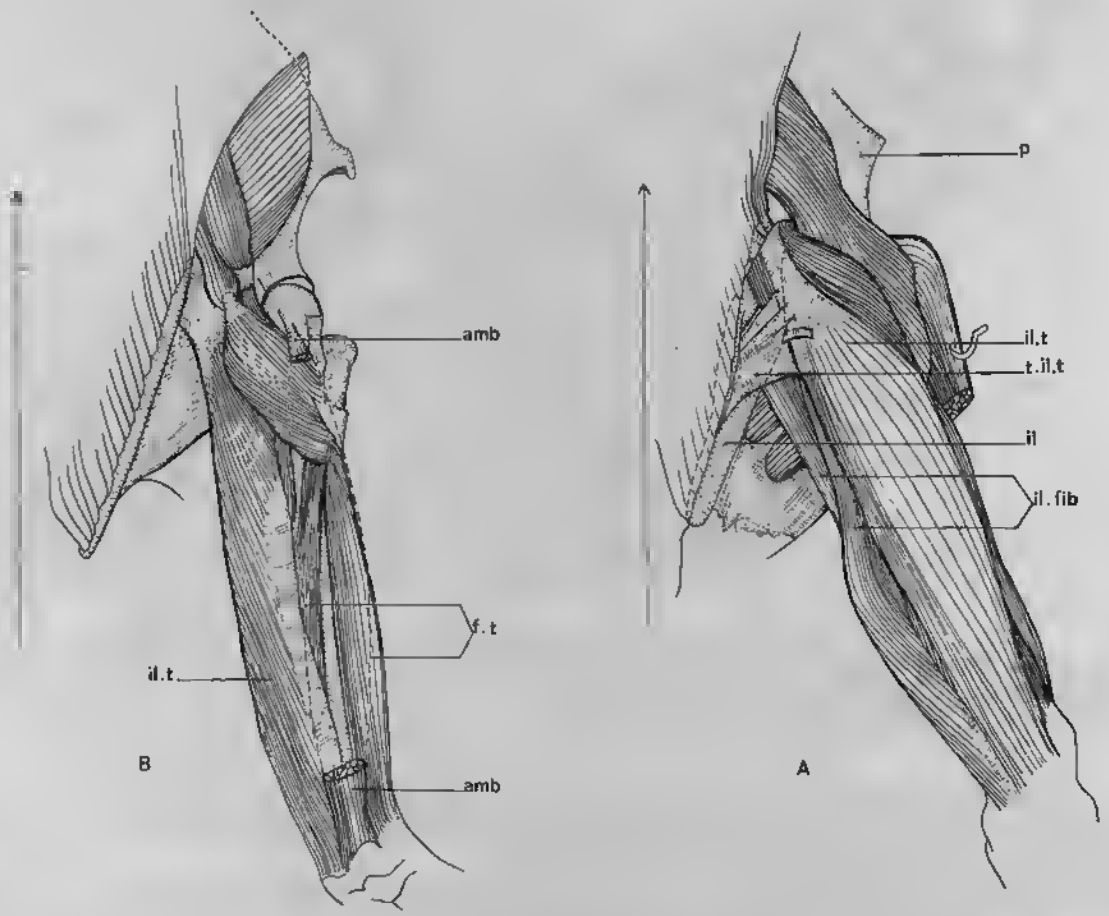


FIG. 25. — Quadriceps fémoral.

A — plan superficiel. B — plan profond.

amb., muscle ambiens; f.t., muscle fémoro-tibial; il., ilion; il.fib., muscle ilio-fibulaire; il.t., muscle ilio-tibial; p., pubis; t.il.t., tendon d'origine du muscle ilio-tibial.

Le muscle fléchisseur tibial interne (*M. flexor tibialis internus*) est issu de la même région que le précédent qu'il recouvre. Distalement il rejoint la tête tibiale sur sa face de flexion.

Le muscle pubo-ischio-tibial (*M. pubo ischio tibialis*) comprend deux faisceaux superficiels de taille différente. Le plus volumineux occupe une vaste surface du bord dorsal du ligament pubo-ischio-fémoral, et ses fibres s'étendent en nappe à la surface de la cuisse masquant les autres muscles fléchisseurs. L'angle fémoral du ligament pubo-ischio-fémoral sert de support au mince tendon d'origine du second faisceau; ce dernier rejoint distalement le précédent auquel il adhère partiellement. L'ensemble se fixe sur la crête externe du tibia.

Source : MNHN, Paris

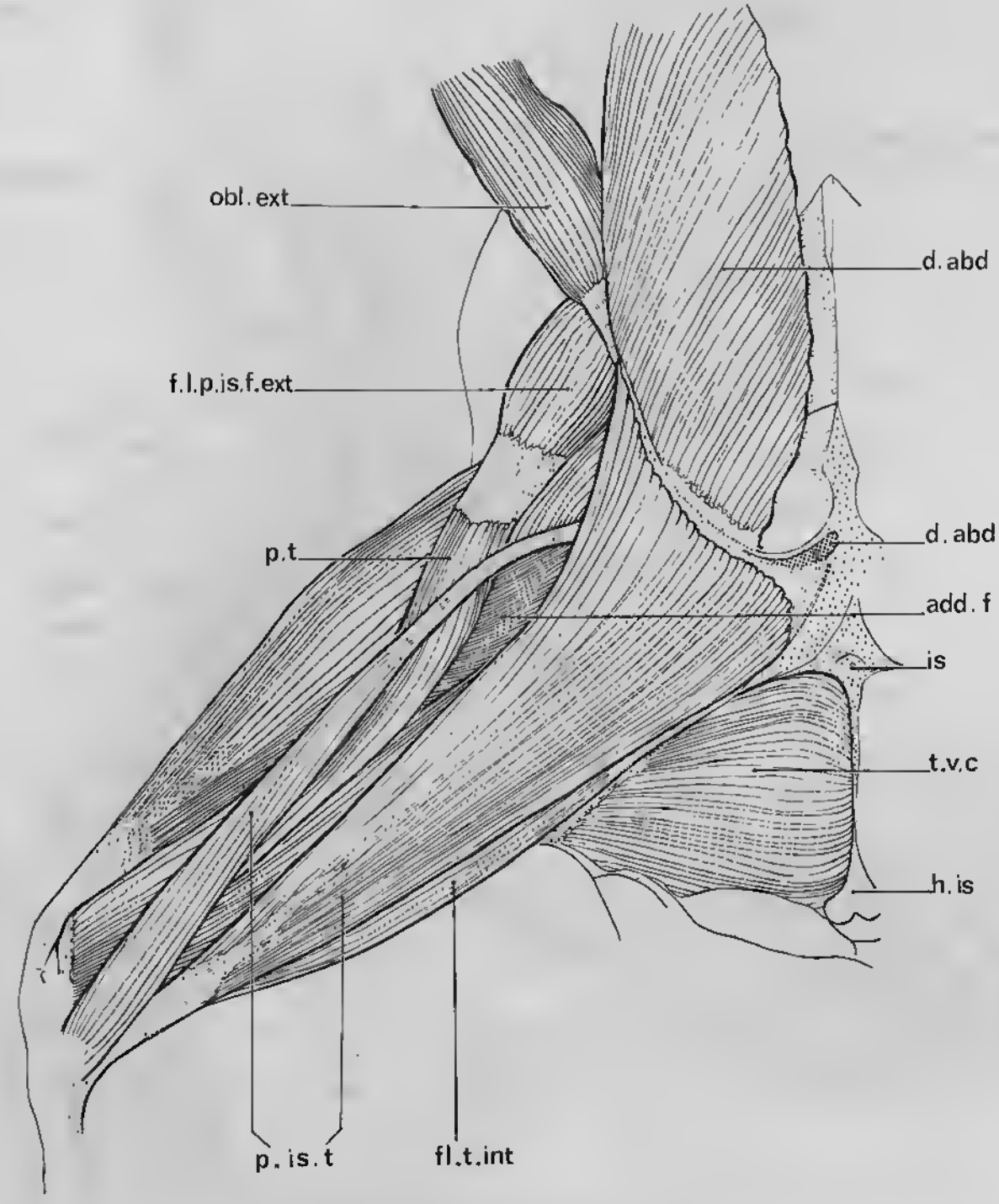


FIG. 26. — Muscles fléchisseurs de la cuisse. Plan superficiel.
add.f., muscle adducteur du fémur ; d.abd., muscle droit abdominal ; f.l.p.is.f.ext., faisceau latéral du muscle pubo-ischio-fémoral externe ; fl.t.int., muscle fléchisseur tibial interne ; h.is., hypoischion ; is., ischion ; obl. ext., muscle oblique externe ; p.is.t., muscle pubo-ischio-tibial ; p.t., muscle pubo-tibial ; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture.

Source : MNHN, Paris

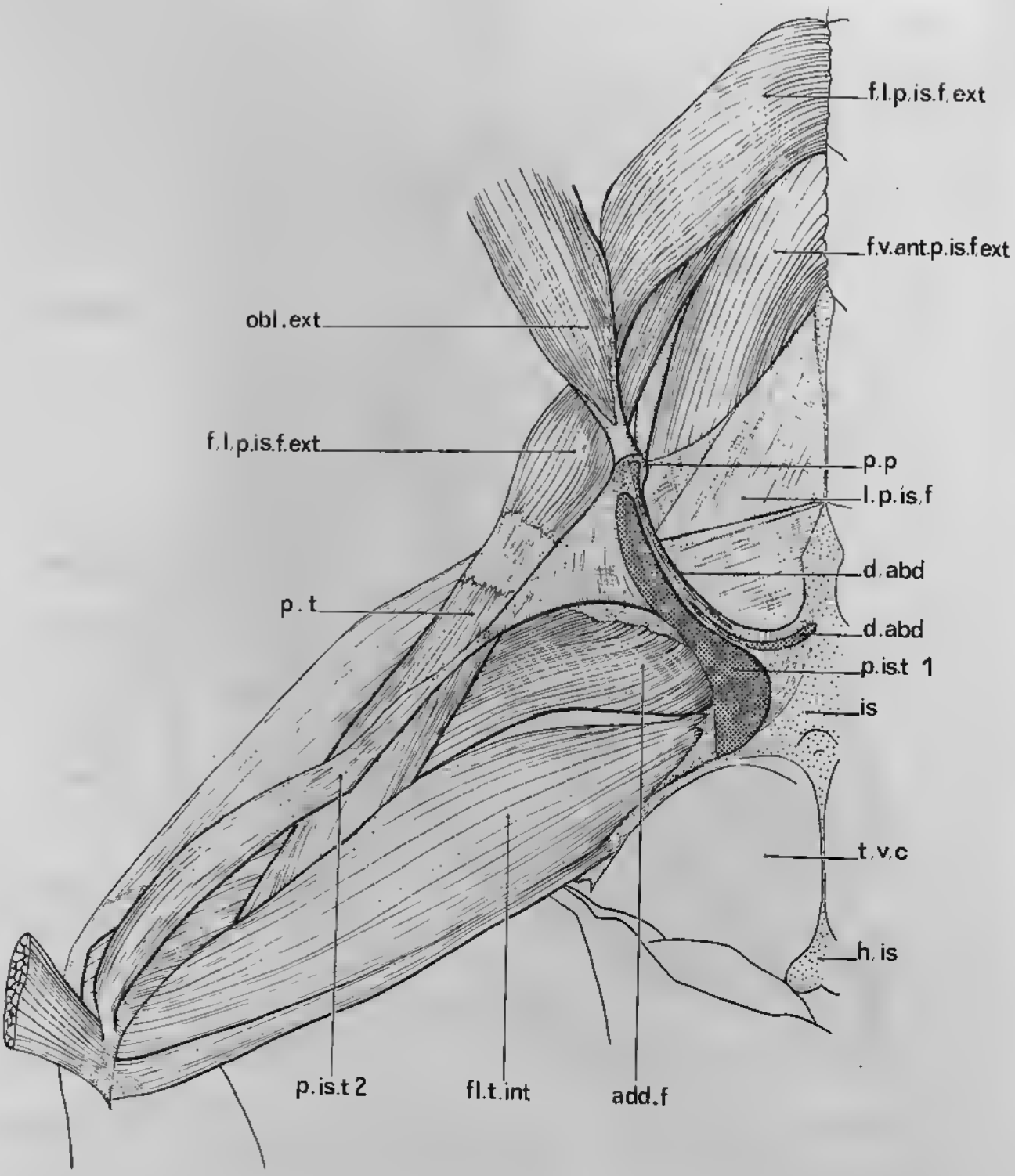


FIG. 27. – Muscles fléchisseurs de la cuisse. Plan moyen.

add.f., muscle adducteur du fémur; d.abd., muscle droit abdominal; f.l.p.is.f.ext., faisceau latéral du muscle pubo-ischio-fémoral externe; f.v.ant.p.is.f.ext., faisceau ventral antérieur du même muscle; fl.t.int., muscle fléchisseur tibial interne; h.is., hypoischion; is., ischion; obl.ext., muscle oblique externe; p.is.t.1 et p.is.t.2, les deux chefs du muscle pubo-ischio-tibial; p.t., muscle pubo-tibial; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture; p.p., processus pectiné.

Source : MNHN, Paris

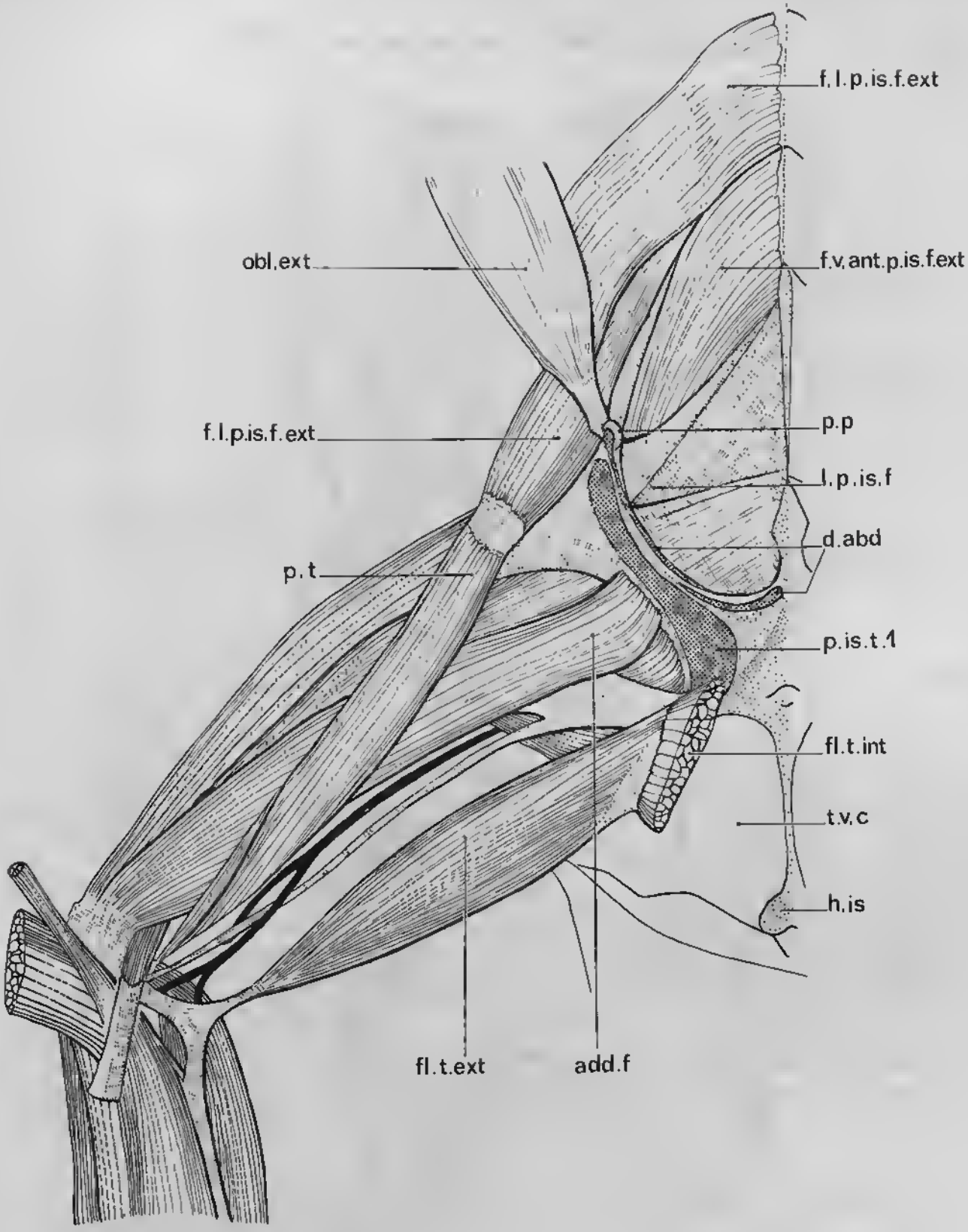


FIG. 28. — Muscles fléchisseurs de la cuisse. Plan profond.

add.f., muscle adducteur du fémur ; d.abd., muscle droit abdominal ; f.l.p.is.f.ext., faisceau latéral du muscle pubo-ischio-fémoral externe ; f.v.ant.p.is.f.ext., faisceau ventral antérieur du même muscle ; fl.t.int., muscle fléchisseur tibial interne ; h.is., hypoischion ; is., ischion ; obl.ext., muscle oblique externe ; p.is.t.1 et p.is.t.2, les deux chefs du muscle pubo-ischio-tibial ; p.p., processus pectiné ; p.t., muscle pubo-tibial ; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture.

Source : MNHN, Paris

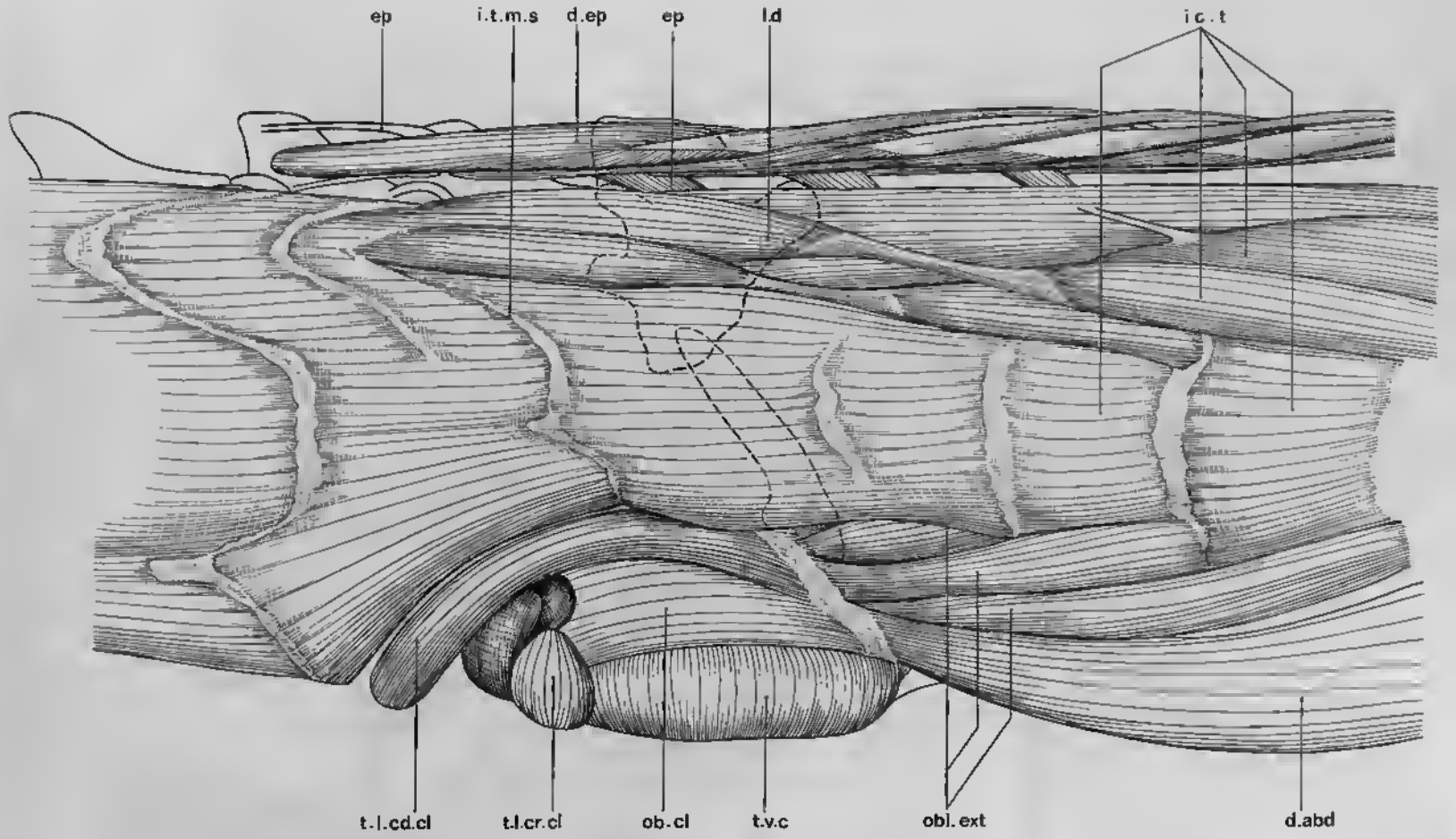


FIG. 29. — Vue latérale droite de la région cloacale chez *Anguis fragilis*.

La vertèbre sacrée et la ceinture sont figurées en tirets.

d.abd., muscle droit abdominal; d.ep., muscle demi-épineux; ep., muscle épineux; i.c.t., muscle ilio-costal du tronc; i.t.m.s., intersection tendineuse du myosepte sacré; l.d., muscle long dorsal; ob.cl., muscle oblique du cloaque; obl.ext., muscle oblique externe; t.l.cd.cl., muscle transverse de la lèvre caudale du cloaque; t.l.cr.cl., muscle transverse de la lèvre craniale du cloaque; t.v.c., muscle ventral de la ceinture.

Source : MNHN, Paris

Anguis fragilis.

1. Le tronc.

a) Muscles épisomatiques (fig. 29).

Les trois systèmes qui les composent paraissent mieux individualisés que chez le Lézard vert. Les couches moyenne (*M. spinalis*) et superficielle (*M. semispinalis*) du transversaire épineux présentent une disposition croisée, peu distincte dans leur portion charnue. Chacun des faisceaux du long dorsal se termine cranialement à la surface du cordon musculaire par un tendon bifurqué dont la branche latérale se poursuit par un faisceau élémentaire de l'iliocostal. Ce dernier, en raison de la forme des myoseptes, n'est pas segmenté dans sa portion proximale, de telle sorte que l'ensemble du cordon musculaire paraît constitué de deux parties, une médiale plurisegmentaire, et une latérale métamérisée. Le dernier faisceau du long dorsal ne dépasse pas vers l'arrière le myosepte iliaque et les dernières fibres de l'iliocostal du tronc s'attachent sur le bord cranial de la portion iliaque de la ceinture.

b) Muscles hyposomatiques (fig. 29).

Les derniers faisceaux des intercostaux gagnent le bord cranial de la portion iliaque de la ceinture, notamment l'intercostal externe provenant de l'extrémité des 3 dernières côtes libres.

Les trois derniers faisceaux de l'oblique externe atteignent le bord cranial de la portion pubienne tandis que le droit abdominal superficiel se fixe sur le prolongement fibreux antérieur de la ceinture.

2. Les muscles de la queue.

Les muscles épisomatiques présentent dans la queue les mêmes caractéristiques essentielles que ceux du Lézard vert.

Les muscles hyposomatiques.

Le muscle ischio-caudal naît sur la ceinture par un fort tendon au niveau d'un processus que nous pouvons de ce fait homologuer à la tubérosité ischiatique du Lézard vert (Gasc, Raynaud, Renous et Pieau, 1973).

Ce tendon, qui aborde médialement la base de l'hémipénis, la contourne ensuite, devient charnu et passe au-dessous pour constituer une loge en gouttière.

Un élément du caudo-fémoral persistant malgré l'absence de fémur, naît du réseau ligamentaire ventral sur lequel s'attache le muscle transverse ventral de la ceinture, et gagne obliquement vers l'arrière l'os chevron porté par la vertèbre cloacale. Un faisceau plus ventral (muscle caudo-cloacal), provient de la face interne du même réseau, et atteint dorsalement les 2^{e} et 3^{e} os chevrons. Dans une précédente note (Gasc, 1965), ce muscle avait été interprété comme un rétracteur du cloaque, qui aurait acquis des attaches vertébrales.

Le muscle abducteur latéral de la queue (*M. abductor caudae lateralis*) entre en relation par son tendon d'origine avec le bord supérieur du réseau ligamentaire dorsal. Ses fibres s'épanouissent vers l'arrière en un éventail superficiel qui recouvre la totalité des muscles post-cloacaux et sont interrompues segmentairement à partir du deuxième myosepte caudal.

3. Les muscles de la région cloacale et des ébauches phalliques.

Le muscle transverse de la ceinture, volumineux, et s'étendant vers l'avant jusqu'à l'insertion du droit abdominal, constitue une sangle ventrale dont l'épaisseur augmente vers l'arrière.

Le muscle transverse de la lèvre craniale du cloaque, résultant de la fusion des deux parties antérieures, unit des commissures, ou plus exactement, la face médiale de la base des deux hémipénis. Il constitue donc ici un demi anneau en avant du cloaque.

Source : MNHN, Paris

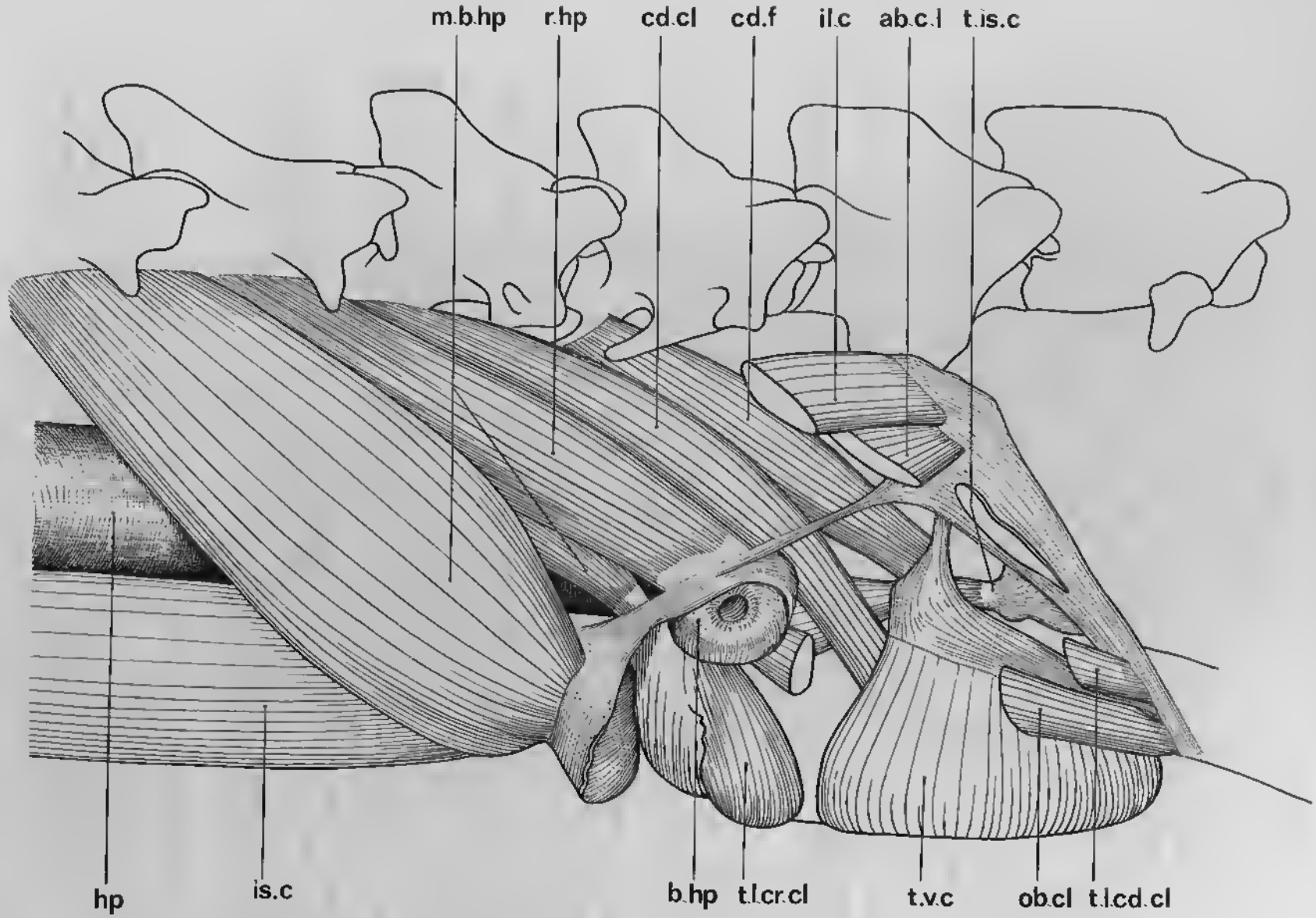


FIG. 30. — Vue latérale droite de la région cloacale chez *Anguis fragilis*.

Plan moyen simplifié.

ab.c.l., muscle abducteur latéral de la queue ; b.hp., base de l'hémipénis ; cd.cl., muscle caudo-cloacal ; cd.f., muscle caudo-fémoral ; hp., hémipénis ; il.c., muscle ilio-caudal (ilio-costal de la queue) ; is.c., muscle ischio-caudal ; m.b.hp., muscles de la base de l'hémipénis ; ob.cl., muscle oblique du cloaque ; r.hp., muscle rétracteur de l'hémipénis ; t.is.c., tendon ischiatique du muscle ischio-caudal ; t.l.cd.cl., muscle de la lèvre caudale du cloaque (insertion pubienne) ; t.l.cr.cl., muscle de la lèvre craniale du cloaque ; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture.

Source : MNHN, Paris

Le muscle oblique du cloaque, plus développé que chez le Lézard vert, se détache du prolongement fibreux pubien et se termine vers l'arrière sur le bord interne de la base de l'hémipénis.

Le muscle transverse de la lèvre caudale s'insère sur toute la longueur du ligament ilio-pubien, décrit un arc de cercle qui dépasse la commissure cloacale et rejoint son antimère sur la ligne médiane, constituant la partie charnue de la lèvre caudale.

Le tendon ilio-cloacal s'arrête à la lèvre postérieure, alors qu'il atteint la région ventrale chez le Lézard vert. Les muscles protracteurs du cloaque (latéral et médial) sont absents.

Un muscle issu d'une bande tendineuse unissant la base des 3^e et 4^e os chevrons et s'insérant à la base de l'hémipénis (bord caudal de la commissure cloacale) avait été interprété antérieurement comme un rétracteur du pénis.

Deux muscles restent à décrire. L'un naît par un court tendon sur la face ventrale de la base de l'hémipénis, puis gagne vers l'arrière la bande tendineuse unissant la base des 3^e et 4^e os chevrons. L'autre prend son origine ventralement par un tendon sous le transverse de la lèvre caudale, s'épanouit en nappe qui recouvre l'ischiocaudal et l'hémipénis pour gagner ensuite le ligament tendu entre les hémapophyses des 2^e et 3^e vertèbres caudales.

En outre, deux muscles pourraient avoir pour fonction de dilater le cloaque. L'un, impair, s'allonge entre l'extrémité distale du premier os chevron et la paroi dorsale du cloaque, en avant des papilles uro-génitales. L'autre, divisé en trois chefs, issu de la face médiale de la ceinture dans la région ischiatique gagne la paroi dorso-latérale du cloaque au même niveau (Gasc 1965, fig. 4).

Bien que l'on ait décrit chez certains individus un nodule fémoral, aucune musculature reliant la ceinture au fémur n'a jamais été trouvée.

C — Innervation.

Il peut paraître *a priori* difficile de comparer la distribution nerveuse dans la région lombo-sacrée chez deux animaux aussi dissemblables, d'autant plus qu'ils appartiennent respectivement à l'infra-ordre des Anguimorphes et à celui des Scincomorphes. C'est pourquoi nous avons pris comme terme intermédiaire de comparaison, un Anguidé à membres développés : *Gerrhonotus coeruleus*.

Nous avons essentiellement recherché à dégager les caractéristiques générales du plexus lombo-sacré de ces animaux, c'est-à-dire la situation des racines par rapport à la topographie vertébrale et celle des principaux troncs au sein du réseau.

Ce dernier résulte en réalité de l'union de deux plexus : le plexus sacré, organisé autour d'une racine émergeant entre les deux vertèbres sacrées, précédé par le plexus lombaire fourni par des nerfs du tronc. Chacun de ces deux plexus fournit indifféremment des nerfs pour les divisions ventrale et dorsale des muscles du bassin et du membre.

La difficulté majeure pour la comparaison réside dans l'identification de la racine sacrée.

En effet, chez l'Orvet, on observe à la fois une réduction du nombre de racines et une réduction du nombre de vertèbres sacrées. L'attache de l'ilion et la position des cœurs lymphatiques (voir plus haut fig. 8) permet d'identifier comme racine sacrée celle qui émerge en arrière de l'unique vertèbre sacrée. Chez *Lacerta viridis* 6 racines participent à l'ensemble du plexus lombo-sacré, alors que chez *Gerrhonotus coeruleus* il en existe 5 et 4 chez *Anguis fragilis*. La réduction observée du nombre de racines correspond à un déplacement vers l'arrière du plexus lombaire aux dépens de la partie présacrée du plexus sacré. Par contre, le reste du plexus, racine sacrée et suivante, demeure fixe. Dans les deux formes pourvues de membres, les nerfs gagnant les segments distaux sont fournis par le plexus sacré. Par ailleurs, on observe la même distribution des nerfs dans chacun des réseaux (fig. 31).

Chez l'Orvet, où il n'y a plus véritablement de membres, ni musculature mettant en relation celui-ci avec les différentes parties de la ceinture, il n'est plus possible de reconnaître de nerf obturateur, ni de tronc sciatique. Cependant les nerfs caudo-fémoraux et ischio-caudal occupent la même position à l'intérieur de ce plexus, se détachant de la portion sacrée.

Il n'en est pas de même du nerf transverse ventral de la ceinture, qui, issu de cette dernière portion chez *Lacerta* et *Gerrhonotus*, se détache chez *Anguis* de la portion lombaire. Cette différence pour-

Source : MNHN, Paris

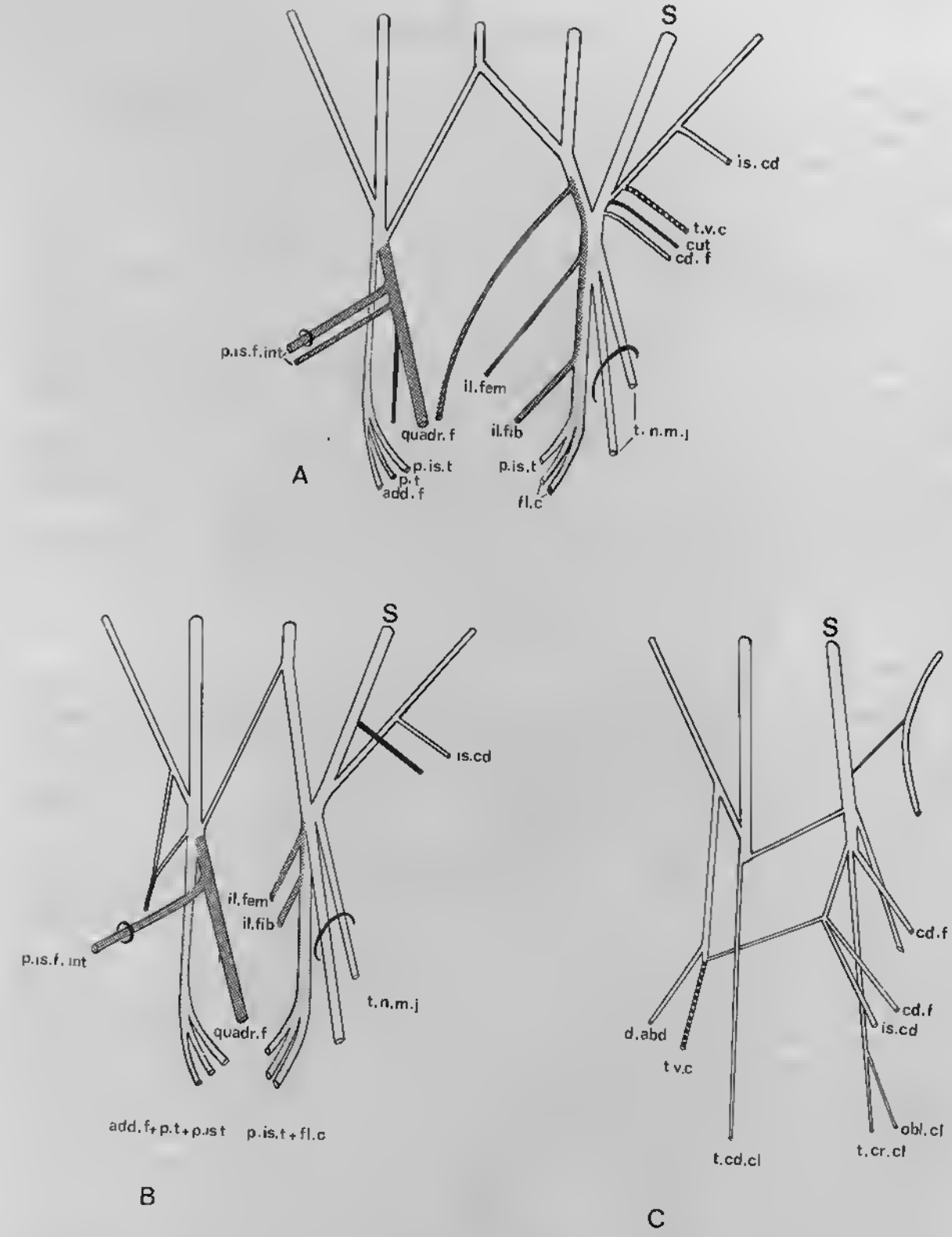


FIG. 31. — Comparaison de l'organisation de trois plexus lombo-sacrés.

A — *Lacerta viridis*.
B — *Gerrhonotus coeruleus*.
C — *Anguis fragilis*.

add.f., nerf adducteur du fémur ; cd.f., nerf caudo-fémoral ; cut., rameau cutané ; fl.c., nerfs destinés aux autres muscles fléchisseurs de la cuisse ; il.fem., nerf ilio-fémoral ; il.fib., nerf ilio-fibulaire ; is.cd., nerf ischio-caudal ; p.is.t., nerf pubo-ischio-tibial ; p.is.f.int., nerf pubo-ischio-fémoral interne ; p.t., nerf pubo-tibial ; quadr.f., nerf quadriceps fémoral ; t.v.c., nerf transverse ventral de la ceinture ; t.n.m.j., troncs nerveux pour les muscles de la jambe.

Source : MNHN, Paris

rait être mise en relation avec l'extension en direction craniale du muscle transverse ventral de la ceinture, qui atteint le niveau de la partie pubienne ; rappelons toutefois que ce muscle s'étend, comme chez le Lézard vert, sur deux segments vertébraux.

II — Le développement embryonnaire de la région pelvi-cloacale chez le Lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) et l'Orvet (*Anguis fragilis* L.).

Lacerta viridis.

Peu de travaux ont été consacrés à la morphogenèse des ceintures chez les embryons de Lacertiliens. En ce qui concerne la ceinture pelvienne, Mehnert E. (1891) étudie la formation de l'hypoischium, de l'épipubis et du *ligamentum medianum pelvis* à des stades avancés du développement embryonnaire (membres postérieurs formés) chez quelques Lézards (*Lacerta vivipara*, *Lacerta viridis*, *Ameiva surinamensis*, *Varanus niloticus*) et compare la forme et l'extension de l'hypoischium chez plusieurs espèces ; Romer A. S. (1942) décrit le développement du squelette de la ceinture pelvienne et de la cuisse chez des embryons de *Lacerta muralis* depuis le stade de 5 à 6,4 mm de longueur courbure cervicale-courbure caudale (les membres postérieurs sont à l'état de bourgeons dans lesquels les tissus squelettique et musculaire commencent à se différencier) jusqu'au stade 9 mm de longueur (les membres postérieurs sont bien segmentés et chacun des éléments squelettiques est constitué par du cartilage). A chacun de ces stades, il étudie la musculature et l'innervation de la cuisse en relation avec la ceinture, mais les relations de cette ceinture avec les muscles du tronc, de la région cloacale et de la queue ne sont pas examinées. Notons que Romer utilise, en ce qui concerne les muscles, la même terminologie que celle utilisée par Gadow H. (1882) dans son étude de la musculature des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne chez divers Reptiles adultes ; c'est cette terminologie que nous avons adoptée.

Nous avons étudié la morphologie et la structure histologique de la ceinture et de la musculature pelvi-cloacale à trois stades du développement, chez des embryons pesant 80 à 90 mg, 120 à 150 mg et 300 à 320 mg.

1. Développement du squelette de la ceinture pelvienne.

a) Embryons pesant 80 à 90 mg.

Les trois pièces de la ceinture sont ébauchées. Elles se présentent sous la forme de trois noyaux précartilagineux se différenciant au sein d'un massif de cellules mésoblastiques serrées, basophiles, formant un tissu dense, bien distinct du mésenchyme lâche, banal, des parois latérale et ventrale du corps (fig. b et c, planche I). C'est à l'endroit où ces noyaux précartilagineux fusionnent que se formera la cavité d'articulation (cavité acétabulaire) avec la tête du fémur ; celui-ci se différencie à partir d'un massif cellulaire qui prolonge dans la cuisse celui dans lequel se forment les pièces de la ceinture : il n'y a pas de discontinuité entre les deux massifs (fig. c, planche I). En suivant chacune des pièces de la ceinture vers son extrémité distale, on voit que le tissu précartilagineux fait progressivement place à un tissu dense, puis de plus en plus étiré, d'aspect mésenchymateux. Ainsi :

— Cranialement (fig. a, planche I), les deux ébauches pubiennes sont constituées par des cellules mésenchymateuses serrées ; elles se rapprochent l'une de l'autre, mais, sur la ligne médiane, elles sont séparées par une grande lacune sanguine qui longe, ventralement, la tige de l'allantoïde : la symphyse pubienne n'est donc pas encore constituée à ce stade.

— Latéralement, une petite condensation de cellules sur laquelle viennent se fixer les dernières fibres de l'ébauche du muscle oblique externe représente l'ébauche du processus pectiné du pubis (é.p.p., fig. a, planche I).

— A hauteur du foramen pubien par lequel passe le nerf obturateur (fig. b, planche I), l'ébauche de l'ischion coupée dans sa partie craniale, est constituée par un amas de cellules, non différencié en

Source : MNHN, Paris

cartilage, se prolongeant médialement par des travées de cellules plus serrées que le reste du mésenchyme et rejoignant sur la ligne médiane les travées qui prolongent l'ischion de l'autre moitié du corps : là se formera aux stades ultérieurs la symphyse ischiatique.

— Dans sa partie caudale (fig. d, planche I) l'ilion apparaît en coupe transversale, comme une petite condensation de cellules indifférenciées, de plus en plus lâche ; on ne parvient pas à le suivre jusqu'à la vertèbre sur laquelle il va se fixer (première sacrée).

En résumé, à ce stade, la ceinture pelvienne est constituée par trois pièces qui se chondrifient, proximo-distalement, à partir de l'endroit où se formera la cavité acétabulaire ; les symphyses pubienne et ischiatique ne sont pas encore constituées.

b) Embryons pesant 120 à 150 mg.

À ces stades :

α) La plus grande partie des trois pièces qui constituent la ceinture présente une structure cartilagineuse ou précartilagineuse ; en particulier, au niveau de la cavité acétabulaire (apparaissant maintenant comme une mince lacune entre le fémur et la ceinture), les trois centres de chondrification ont fusionné ; on note cependant (fig. d, planche II) qu'aux endroits où s'est effectuée cette union, les cellules présentent une orientation différente et leur différenciation est moins avancée.

β) Les deux pubis d'une part et les deux ischions d'autre part se sont réunis sur la ligne médiane, formant deux symphyses (voir la fig. b, planche II et la fig. 32 qui est une reconstitution graphique de l'ébauche du squelette de la ceinture pelvienne chez un embryon pesant 148 mg). Au stade de 120 mg (fig. b, planche II), la symphyse pubienne est constituée par un tissu dense, basophile, alors que la symphyse ischiatique n'est encore formée que par un tissu mésenchymateux, toutefois plus serré que celui de la paroi ventrale du corps. Au stade de 150 mg, la chondrification de ces symphyses n'est pas encore effectuée ; cependant, la ceinture a d'ores et déjà acquis les principales caractéristiques morphologiques que l'on retrouve chez l'adulte, à savoir que de chaque côté du corps, à partir d'un point de convergence représenté par la cavité acétabulaire, on distingue (fig. 32) :

— Un pubis cranial, formé par une lame cartilagineuse aplatie dorso-ventralement, percée d'un foramen par lequel passe un nerf (nerf obturateur) se rendant dans les différents faisceaux musculaires ventraux de la ceinture ; latéralement, cette lame présente un petit processus (processus pectiné), non encore chondrifié, sur lequel s'insère le muscle oblique externe, muscle de la paroi latérale du corps ; cranialement, elle s'amincit et se prolonge par une baguette qui rejoint sa symétrique sur la ligne médiane.

— Un ischion transversal : lame osseuse aplatie dorso-ventralement et se soudant aussi à sa symétrique, ventralement, sur la ligne médiane.

— Un ilion caudal, sorte de baguette se dirigeant dorsalement et allant se fixer sur la première vertèbre sacrée.

c) Embryons pesant 300 à 320 mg.

La totalité du squelette de la ceinture, y compris les symphyses pubienne et ischiatique, présente une structure cartilagineuse (fig. a à e, planche IV) ; les différentes pièces sont modelées comme chez un adulte et, en particulier, le processus pectiné (p.p. fig. b, planche IV) est devenu saillant.

2. Développement de la musculature pelvi-cloacale.

a) Embryons pesant 80 à 90 mg.

Les principaux muscles ou groupes musculaires sont ébauchés :

— Les muscles obliques externes se fixent dans leur partie caudale à l'ébauche du processus pectiné des pubis : sur la figure a, planche I on voit du côté droit, les dernières fibres de ce muscle au contact d'une petite condensation de cellules à peine distincte du mésenchyme environnant, représentant l'ébauche du processus pectiné (é.p.p.).

Source : MNHN, Paris

— Dans la partie craniale et moyenne de la ceinture, sur le bord latéro-dorsal du pubis, un faisceau musculaire, relativement gros, représente l'ébauche du *M. pubo ischio femoralis internus* (fig. b, planche I) ; ses fibres, qui longent le bord dorsal du pubis, s'en détachent du côté médial. Le *M. pubo ischio femoralis externus* est également ébauché sous la forme d'un faisceau unique situé sur le bord ventral du pubis et innervé par le nerf obturateur : sur la figure b, planche I, une branche de ce dernier paraît diviser le muscle en deux faisceaux ; une autre gagne le *M. pubo ischio femoralis internus* et se poursuit dans le membre. Le *M. ischio trochantericus* (fig. c, planche I) unissant l'ischion au grand trochanter du fémur semble se différencier à partir du même faisceau que le *M. pubo ischio femoralis externus*.

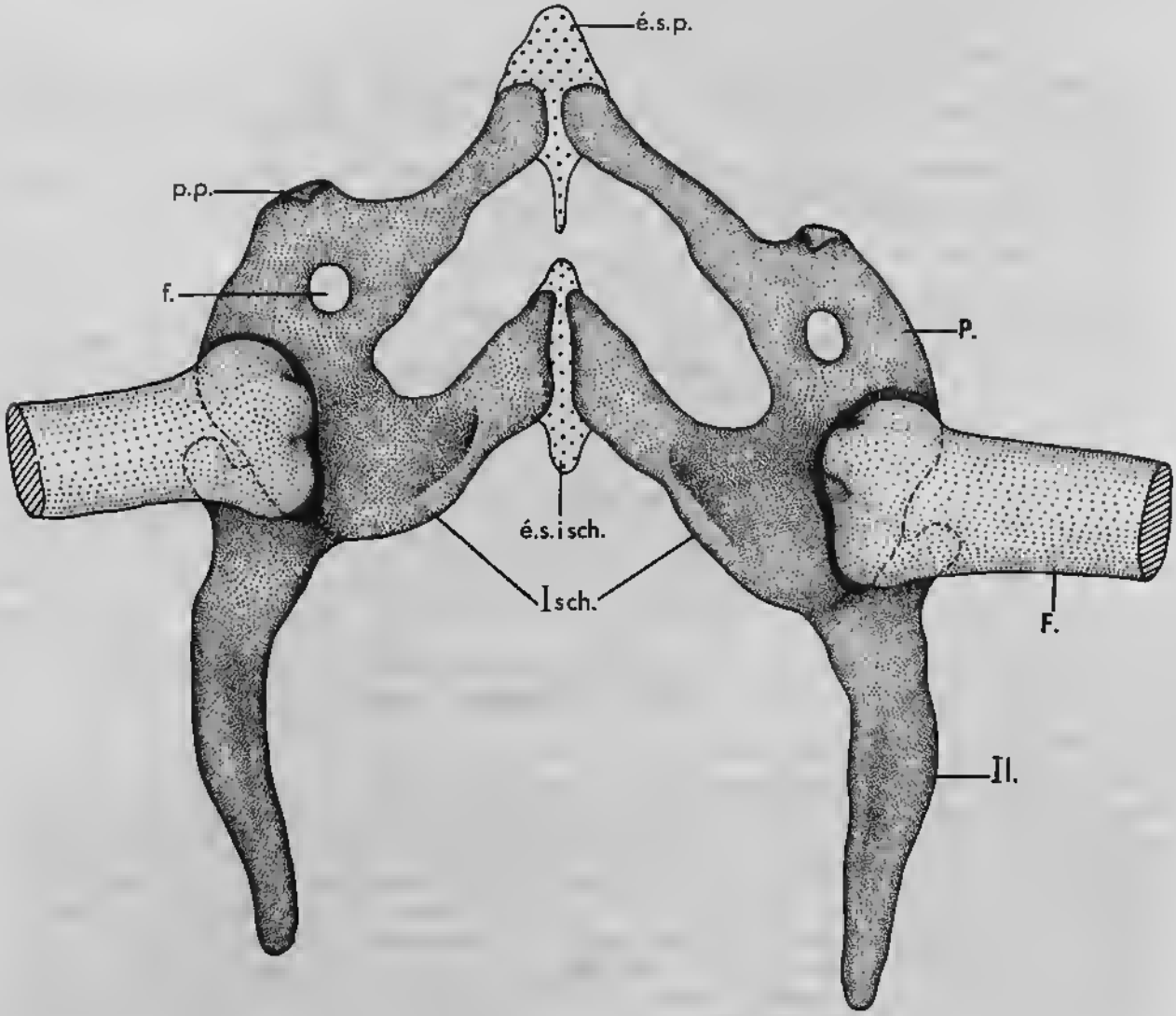


FIG. 32. — Reconstruction schématique en vue ventrale du squelette de la ceinture pelvienne chez un embryon de *Lacerta viridis* Laur. pesant 148 mg.
P., pubis ; Isch., ischium ; Il., ilium ; p.p., processus pectiné du pubis ; f. foramen du pubis ; é.s.p., ébauche de la symphyse pubienne ; é.s.isch., ébauche de la symphyse ischiale ; F., fémur.

— Plus caudalement, les différents muscles de la région cloacale et ceux de la queue, qui tous présentent ou présenteront des relations avec la ceinture sont ébauchés. Ainsi, des fibres musculaires se différencient dans la paroi ventrale du corps, au voisinage de l'angle formé par le côté médial de la

Source : MNHN, Paris

cuisse et le bord latéral de la lèvre craniale du cloaque (fig. c, planche I) ; ces fibres représentent l'ébauche du muscle transverse de la ceinture ; elles formeront ultérieurement, un manchon musculaire en forme de fer à cheval, qui entourera latéralement et cranialement l'orifice cloacal. Le muscle transverse de la lèvre du cloaque qui, plus tard, longera ce manchon, semble s'individualiser dans le même territoire. Le muscle *ischio caudalis* apparaît dans la queue et, cranialement, on parvient à suivre une petite condensation de cellules représentant le mince et long tendon qui l'unira à l'ischion (fig. d, planche I). Les ébauches du *M. caudo femoralis* et d'un autre muscle de la queue sont contiguës au niveau de l'urodaeum (fig. d, planche I) et ne sont pas nettement séparées dans la queue.

b) Embryons pesant 120 à 150 mg.

La musculature pelvi-cloacale a, comme le squelette de la ceinture pelvienne, acquis les principales caractéristiques de l'adulte ; en nous fondant sur la classification choisie chez l'adulte, nous en donnons une description détaillée pour permettre une comparaison avec un stade comparable de l'embryon d'Orvet.

La position des principaux muscles ainsi que leur relation avec la ceinture pelvienne sont montrées sur la figure a, planche XI et sur les photographies des planches II et III.

α) Les muscles du tronc s'insérant sur la ceinture.

Muscles hyposomatiques.

Le *M. obliquus externus* se fixe dans sa partie caudale sur le processus pectiné du pubis (p.p., fig. b, planche III). Le muscle *rectus abdominis* (m.dr.abd., fig. b, planche III), situé dans la paroi ventrale du corps, s'étend plus loin caudalement que le muscle oblique externe, mais son insertion sur l'ischion n'est pas encore effectuée.

Muscles épisomatiques.

Le *M. ilio costalis* s'insère sur l'extrémité caudale de l'ilion qu'il coiffe partiellement en se fixant sur ses parties dorsale et latérale.

β) Les muscles de la queue.

Muscles épisomatiques.

Au muscle ilio-costal situé dans le tronc fait suite caudalement le *M. ilio caudalis* ; ses fibres s'insèrent sur le bord ventral et les bords latéraux de l'extrémité caudale de l'ilion.

Muscles hyposomatiques.

Ces muscles ont un développement considérable dans la queue et présentent l'une de leurs insertions dans la région pelvi-cloacale. Ainsi, le *muscle ischio caudalis* s'insère sur une apophyse de l'ischion par l'intermédiaire d'un long tendon ; les tendons sont bien reconnaissables sur coupes frontales (fig. c, planche II) et sur coupes transversales (fig. f et g, planche III) ; ils sont d'abord situés dorsalement par rapport aux muscles des ébauches phalliques puis, progressivement, dans la queue, ils deviennent médiane. Le *M. caudo femoralis* est à ces stades de 120-150 mg, formé par un gros faisceau bien distinct, dans la région cloacale comme dans la queue (fig. d, planche II et g, planche III) ; ce faisceau est une partie d'un complexe musculaire s'étendant latéralement dans la cuisse (fig. f, planche III) et dorsalement, jusqu'à l'ilion et l'axe vertébral.

γ) Les muscles de la région cloacale et phallique.

Dans la région cloacale, le *M. transversus ventralis pelvis* s'est considérablement développé : il est constitué de deux parties se fixant chacune médialement sur la lame qui prolonge caudalement la symphyse ischiatique (futur hypo-ischion, fig. d et e ; planche III) et s'étendant latéralement jusqu'au ligament qui sépare la cuisse de la région cloacale (fig. a, planche II) ; ventralement, chaque partie est longée par un faisceau du *M. transversus cranialis cloacae* (fig. e, planche III).

Source : MNHN, Paris

Dans chacune des ébauches phalliques, se trouvent deux muscles qui suivent un trajet parallèle (fig. f et g, planche III) et se prolongent dans la queue : le *M. retractor penis*, situé dans la partie axiale des ébauches, et, plus latéralement et dorsalement, un muscle à section transversale en forme de V qui se termine dans la partie basale des ébauches (muscle de la base du phallus).

Dans la lèvre caudale du cloaque (fig. g, planche III) on observe un muscle transversal, formé de deux moitiés symétriques, le *M. transversus caudalis cloacae.*

δ) Les muscles propres de la ceinture.

Formés chacun par un faisceau unique aux stades 80-90 mg, les *M. pubo ischio femoralis, internus* et *externus* se sont subdivisés en plusieurs faisceaux. L'*internus* comprend quatre faisceaux : le plus cranial (1, fig. a et b, planche III) entoure latéralement et dorsalement la symphyse pubienne (des fibres des deux faisceaux symétriques s'unissent médio-dorsalement), longe latéralement chaque pubis et se termine dans la paroi latéro-ventrale du corps, au niveau du processus pectiné du pubis (1, fig. b, planche III) ; plus caudalement, deux autres faisceaux (2 et 3, fig. b, planche III), plus minces, bordent dorsalement chaque pubis ; ils partent dorsalement de la lame prolongeant caudalement la symphyse pubienne (p. c.s.p., fig. b, planche III) et latéralement s'insèrent sur la tête du fémur ; le quatrième faisceau (4, fig. c, planche III) se fixe dorsalement sur l'ischion au niveau de la symphyse et s'insère aussi, latéralement, sur la tête du fémur. Le *M. pubo ischio femoralis externus* comprend deux faisceaux principaux correspondant à chacune des deux symphyses, pubienne et ischiatique. Le premier faisceau (1′, fig. b, planche III) unit entre eux la symphyse pubienne, le pubis et la tête du fémur ; latéralement, il commence à se subdiviser en deux autres faisceaux ; au niveau de la lame qui prolonge caudalement la symphyse pubienne, ses fibres rejoignent celles du faisceau symétrique (fig. b, planche III). Le deuxième faisceau (2′, fig. c, planche III) unit entre eux la symphyse ischiatique, l'ischion et le pubis. Sur la figure c, planche II, on voit bien du côté droit la partie latérale des deux faisceaux du *M. pubo ischio femoralis externus*. Dans la partie moyenne de la ceinture, le *M. ischio trochantericus* unissant l'ischion au grand trochanter du fémur (fig. d, planche III), est bien distinct, mais sur coupes transversales, il est difficile de placer la limite entre ce muscle et le deuxième faisceau du *M. pubo ischio femoralis externus*. En réalité, d'un point de vue embryologique, ainsi que nous l'avons déjà vu chez des embryons plus jeunes, le *M. ischio trochantericus* semble appartenir au groupe musculaire constitué par les faisceaux du *M. pubo ischio femoralis externus* et qui unit, ventralement, les différentes parties de la ceinture, entre elles et au fémur.

c) Embryons pesant de 300 à 320 mg.

On observe peu de modifications dans la disposition des différents faisceaux musculaires mais leur délimitation ainsi que leurs insertions sont devenues plus nettes qu'au stade de 150 mg (comparer les figures de la planche IV, aux figures de la planche III). La musculature a acquis les principaux caractères de l'adulte ; notons seulement les points suivants :

— La symphyse pubienne est totalement entourée par la partie craniale du *pubo ischio femoralis internus* (fig. a, planche IV).

— Le *M. pubo ischio femoralis externus* s'est scindé en plusieurs faisceaux (fig. b et c, planche IV).

— Le *M. rectus abdominis* et le *M. obliquus externus* occupent maintenant la place qu'ils occuperont chez l'adulte par suite de la fermeture totale de la cavité abdominale (fig. b, planche IV) ; l'insertion du muscle oblique externe sur le processus pectiné est devenue très nette (fig. b, planche IV), de même celle du droit abdominal sur la partie caudale de l'ischion.

— Le muscle transverse de la ceinture (fig. d, planche IV) est constitué par deux gros faisceaux unissant la lame qui prolonge caudalement l'ischion (hypo-ischion) au complexe ligamenteux situé entre cuisse et région cloacale (fig. e, planche IV).

— Dans la queue, les différents faisceaux de la musculature ventrale sont bien individualisés et on note, en particulier, un développement considérable des muscles caudo-fémoraux (fig. f, planche IV).

Source : MNHN, Paris

Anguis fragilis.

On ne disposait jusqu'à présent que de peu de données sur la morphogenèse de la ceinture pelvienne de l'Orvet : Fürbringer (1870) et Leydig (1870) mentionnent simplement l'état indivis du cartilage qui forme de chaque côté, cette ceinture pelvienne chez des embryons âgés ou de jeunes sujets. O. Müller (1913) a étudié quelques stades du développement de la ceinture : il fait remarquer que l' « os du bassin » se forme en tant que cartilage homogène, déjà visible chez les embryons de 26 mm de longueur et se calcifiant chez les embryons de 47 à 52 mm de longueur ; il note qu'après la naissance, le cartilage est entouré d'une couche de tissu conjonctif de type périchondre à partir duquel s'effectue la formation de l'os ; il n'observe pas de points d'ossification distincts. Plus récemment, l'un de nous (A. Raynaud, 1971 b) a décrit brièvement un certain nombre d'étapes de la formation de la ceinture.

Depuis lors, nous avons repris cette étude morphogénétique. En voici les résultats essentiels.

Les ébauches de la ceinture pelvienne n'apparaissent qu'après la formation des ébauches des membres postérieurs : on sait que l'Orvet adulte est dépourvu de membres mais que de courtes ébauches de membres antérieurs et postérieurs se forment au cours de la vie embryonnaire, s'arrêtent de croître et régressent (Born M., 1873 ; Raynaud A., 1962 a et b). Ces ébauches sont bien individualisées chez les embryons pesant 25 à 30 mg ; chez les embryons un peu plus âgés, pesant 30 à 60 mg, les ébauches des membres postérieurs sont encore saillantes mais de nombreuses cellules dégénèrent dans la crête apicale (l'involution de cette dernière se produit chez des embryons dont le bourgeon allantoïdien mesure 3 à 6 mm de longueur) ; puis la dégénérescence s'étend au tissu mésoblastique et l'ébauche du membre s'affaisse ; au stade de 80 mg, elle est encore reconnaissable extérieurement comme une petite surélévation en forme de calotte sphérique et au stade de 100 mg, seule une très légère surélévation permet de reconnaître l'emplacement qu'elle occupait antérieurement (Raynaud A., 1963). Au cours de la dégénérescence du tissu mésoblastique, on constate, chez les embryons pesant 75 à 80 mg qu'un petit nodule de cellules situé dans la partie axiale ne dégénère pas. Chez un certain nombre d'embryons, ces cellules se différencieront ultérieurement en cartilage puis donneront naissance à un petit os représentant l'ébauche de la partie proximale du fémur (A. Raynaud, 1971 b).

1. Les principales étapes de la formation de la ceinture pelvienne.

a) Embryons pesant 30 à 40 mg.

Les ébauches de la ceinture pelvienne ne sont pas encore visibles sur les préparations histologiques.

b) Embryons pesant de 50 à 60 mg.

C'est à ce stade seulement qu'on aperçoit (fig. a, planche V) en-dessous de l'ébauche du membre en régression, une condensation de cellules mésoblastiques qui présente de chaque côté, l'ébauche de la moitié correspondante de la ceinture pelvienne. Cette dernière est située entre l'artère allantoïdienne et la base de l'ébauche du membre et est constituée d'un amas cellulaire grossièrement cylindrique, à grand axe longitudinal. Les cellules y sont indifférenciées et serrées. Cet amas s'étend sur une hauteur cranio-caudale de 130 à 140 µ, entre en rapport latéralement avec le tissu plus dense de l'axe de l'ébauche du membre et se termine du côté caudal à proximité de l'extrémité ventrale d'un somite. Dans sa partie craniale on note une certaine dégénérescence cellulaire.

c) Embryons pesant 90 mg.

L'ébauche de la ceinture pelvienne est maintenant reconnaissable (fig. b, planche V) et se présente sous la forme d'une condensation mésoblastique en début de chondrification ; à partir de sa région centrale, on peut distinguer maintenant les parties suivantes :

— Un prolongement dirigé caudalement et dorsalement dont les cellules centrales montrent un début de chondrification et possèdent dans le cytoplasme, un peu de matériel donnant une réaction

Source : MNHN, Paris

positive à l'A.P.S. Ce prolongement représente l'ébauche de la partie iliaque dirigée vers la colonne vertébrale.

— Une partie antérieure dirigée cranialement, disposée dans le même plan que la précédente. Dans cette partie, on distingue un prolongement dirigé médio-ventralement, formé de cellules serrées ne donnant qu'une faible réaction positive à l'A.P.S. ; c'est l'ébauche de la partie ischiatique de la ceinture. La partie restante présentant une concavité dorsale, correspond à l'ébauche du pubis ; la chondrification, bien qu'encore faible, y est plus avancée que dans l'ébauche de la partie ischiatique.

Il est possible que les différences observées dans le degré de chondrification des trois constituants de la ceinture pelvienne à ce stade précoce de sa différenciation, correspondent à de légères différences d'âge de ces constituants, la partie iliaque puis la partie pubienne, se différenciant peut-être un peu plus précocement que la partie ischiatique.

Cette ébauche de la ceinture pelvienne est située au-dessous (du côté interne) du léger soulèvement que forme, à ce stade, le vestige du membre postérieur ; à l'intérieur de cette partie encore légèrement soulevée, on trouve, de la périphérie vers l'intérieur, un tissu mésenchymateux à structure lâche comportant des cellules pycnotiques, puis un amas de cellules indifférenciées à gros nucléole (où se différenciera la partie proximale du fémur), traversé par un nerf et des vaisseaux, enfin l'ébauche de la ceinture pelvienne, où apparaissent des signes de dégénérescence cellulaires à proximité du bord ventral de l'ischion.

d) Embryons pesant de 100 à 130 mg (fig. c, planche V).

La configuration de l'ébauche de la ceinture pelvienne n'a pas sensiblement changé mais toutes les pièces sont maintenant devenues cartilagineuses. Dans sa région centrale, la ceinture est un peu moins épaisse que dans la région proximale des trois parties que nous avons distinguées ci-dessus, mais de chaque côté, on ne reconnaît qu'un seul élément indivis, ébauche du futur « os pelvien » de l'adulte. Dans cet élément, la partie craniale, pubienne, plate ou légèrement incurvée (concave) dorsalement, se réduit progressivement en largeur à mesure que l'on remonte cranialement et elle se termine par une extrémité presque cylindrique ; en-dessous de cette partie pubienne la ceinture conserve la forme d'une lame cartilagineuse se prolongeant ventralement par une partie amincie, concave par sa face ventrale, dont l'extrémité distale se termine dans un faisceau de cellules constituant l'ébauche du ligament du muscle ischio-caudal ; il s'agit de la portion ischiatique. Plus caudalement encore la ceinture se poursuit dorsalement par une baguette cartilagineuse, grossièrement cylindrique, qui atteint environ 300 µ de longueur ; c'est l'ébauche de la partie iliaque.

Un nodule de cellules mésoblastiques persiste dans l'ébauche du membre et représente la partie proximale du fémur (fig. a, b, c, planche VI) ; chez un certain nombre d'individus cette dernière est déjà chondrifiée.

e) Embryons pesant 150 mg.

Chaque moitié de la ceinture est toujours indivise, mais la chondrification est plus avancée dans la partie craniale, pubienne et dans la partie postérieure, iliaque, que dans la partie médiale, ischiatique. On ne trouve pas à ce stade, de dégénérescence cellulaire dans les pièces de la ceinture mais il s'en produit sur ses bords et dans les ébauches musculaires voisines. La hauteur cranio-caudale de la partie pubienne atteint à ce stade, 200 à 250 µ et la longueur de la partie iliaque, environ 700 µ. Chez les embryons où s'ébauche une partie proximale de fémur, cette dernière est entourée d'assises conjonctives formant une ébauche de périchondre (b, planche VI).

f) Embryons pesant 200 à 250 mg.

Les moitiés gauche et droite indivises sont entièrement cartilagineuses et entourées d'un périchondre épais. Une mince couche osseuse apparaît à la périphérie du cartilage dans l'extrémité caudale de la partie iliaque. Au stade de 250 mg se produit une dégénérescence d'un grand nombre de cellules cartilagineuses dans la pointe médiale de la partie ischiatique, sur laquelle vient s'insérer le ligament ischio-caudal. Cette pointe qui montre sur les sections sagittales et transversales un nombre

Source : MNHN, Paris

élevé de pycnoses (fig. c, e, planche VII) correspond au processus ischiatique des Lézards à membres développés. D'autres pycnoses sont encore visibles à la périphérie de ce cartilage et dans les tissus situés sur le bord ventral de la partie ischiatique.

g) Embryons pesant 300 à 350 mg.

La partie iliaque présente maintenant, sur toute sa longueur, une mince couche d'ossification périchondrale (fig. d, f, planche VI); la portion médiale de la partie ischiatique en est par contre dépourvue, on y observe des pycnoses (fig. f, planche VII). Le bord dorsal de la partie pubienne montre un très fin liseré d'os périchondral (dans ces parties, l'ossification ne se réalisera qu'au stade de 360 mg). Un état variable du rudiment de fémur situé entre la ceinture pelvienne et l'épiblaste, s'observe à l'intérieur d'une même portée. Chez certains embryons ce rudiment est un petit nodule (55 × 80 µ en section transversale) entouré d'une mince couche d'os périchondral (fig. c, planche VI); chez les autres, c'est un petit groupe de cellules indifférenciées non cartilagineuses, de 25 µ de diamètre dépourvu d'ossification périchondrale et la présence de pycnoses indique un état de régression.

Les rapports entre la ceinture et les côtes sont bien marqués : chaque moitié de la ceinture se trouve vis-à-vis des extrémités de trois côtes, la première vient au contact de la partie pubienne, la deuxième se situe à hauteur de la partie ischiatique et la troisième se termine contre l'extrémité caudale de la partie iliaque. Ceci était déjà apparent à des stades plus jeunes.

h) Embryons pesant 400 à 600 mg.

Au voisinage du terme de la vie utérine (embryons pesant de 400 à 600 mg et mesurant de 7 à 9 cm de longueur totale), l'ébauche de la ceinture pelvienne est toujours formée de deux moitiés symétriques, complètement indépendantes l'une de l'autre, car largement séparées; chacune de ces moitiés constitue toujours un élément indivis dans lequel on peut cependant distinguer une partie craniale, en forme de lame allongée dans le sens cranio-caudal et mesurant environ 400 µ de hauteur, une partie médiane, ischiale formant une courte pointe (200 µ de longueur) dirigée médio-ventralement et une partie postérieure ayant la forme d'une baguette à peu près cylindrique, dirigée caudalement et dorsalement, atteignant environ un millimètre de longueur; son extrémité distale se situe sur le bord dorsal du cœur lymphatique. Ces trois parties sont cartilagineuses et entourées d'une mince couche d'os périchondral; cette couche osseuse fait défaut à l'extrémité caudale de l'ilion et à la pointe craniale de la partie pubienne : ces extrémités sont en effet, des parties jeunes qui sont susceptibles de s'allonger encore; par contre l'extrémité de la pointe ischiale est entourée par une couche osseuse. L'étude des coupes sériées de la ceinture, effectuée chez des embryons pesant de 400 à 600 mg a montré que la couche d'os périchondral faisait toujours défaut sur une petite aire de la face ventrale, externe, de chaque moitié de la ceinture; cette aire (fig. f, planche VI) se situe approximativement en face du rudiment de fémur; là, par cette sorte de passage ménagé dans la paroi, un vaisseau sanguin (peut-être accompagné de fibres nerveuses) pénètre dans la partie interne, cartilagineuse, de la ceinture. D'autre part cette aire se place dans les sections transversales, au niveau où le cartilage de la ceinture est aminci médialement par rapport à elle, pour former la pointe ischiale, et au contraire élargi et acquèrant un contour circulaire, latéralement par rapport à elle pour former l'ilion; pour ces deux raisons, cette brèche osseuse semble marquer la limite entre la partie ischiatique et la partie iliaque de la ceinture (fig. f, planche VI).

Ajoutons qu'à ces stades terminaux du développement fœtal, chaque moitié de la ceinture a acquis l'essentiel de sa morphologie caractéristique, très voisine de celle qui a été figurée par divers auteurs (en particulier par O. Müller (1913) (se reporter à sa figure 26, pl. XII). Chaque moitié de la ceinture se situe de part et d'autre de l'urodaeum et occupe dans l'embryon une hauteur cranio-caudale de 1 200 à 1 500 µ.

2. Les muscles en rapport avec la ceinture pelvienne.

On ne trouve pas dans la littérature, de données sur la formation des muscles se rattachant à la ceinture pelvienne de l'Orvet; nous avons entrepris l'étude et l'identification de ces faisceaux muscu-

Source : MNHN, Paris

laires en nous fondant sur les descriptions de la musculature pelvienne données chez l'adulte par Heusinger C. F. (1828), Müller O. (1913) et Gasc J. P. (1965).

Nous avons utilisé principalement des embryons pesant 130 à 160 mg et d'autres d'âge varié jusqu'à 500 mg, c'est-à-dire peu de temps avant le terme de la gestation.

Le dessin reproduit sur la figure b, pl. XI schématise la position des principaux muscles qui ont été identifiés aux stades de 130 à 150 mg ; et les photographies a à d, des planches VIII et IX montrent sur coupes histologiques la position précise de ces différents muscles.

On doit distinguer les muscles qui s'insèrent sur différentes régions de la ceinture et ceux qui tout en ayant des relations de proximité avec elle, appartiennent à d'autres systèmes (cloacal, génital, caudal). En utilisant la classification adoptée pour les muscles chez l'adulte (voir plus haut), nous distinguerons :

α) Les muscles du tronc s'insérant sur la ceinture.

Muscles hyposomatiques.

Deux faisceaux provenant du *M. obliquus externus* se fixent, l'un sur la partie craniale de la région pubienne, l'autre sur sa partie dorsale (fig. a, planche IX). Plus médialement, un faisceau provenant du *M. rectus abdominis* s'insère également sur la partie craniale (fig. c, planche VIII).

Muscles épisomatiques.

Sur la face dorsale de la partie iliaque s'insèrent des fibres issues des côtes, formant le *M. ilio costalis* (fig. a, planche IX).

β) Les muscles de la queue.

Muscles épisomatiques.

Sur la pointe caudale de la partie iliaque s'insèrent des faisceaux musculaires à disposition longitudinale qui s'enfoncent directement dans la queue, formant le *M. ilio caudalis* (fig. d, planche VIII).

Muscles hyposomatiques.

À la pointe ventro-médiane de la partie ischiatique est attaché un long ligament qui s'insère plus bas sur le puissant *M. ischio caudalis*, à forme de fuseau qui s'enfonce dans la queue, longeant parallèlement son symétrique.

Le *M. caudo cloacalis* relaie latéralement le transverse de la lèvre craniale du cloaque, s'enfonce dans la queue où il fusionne avec le muscle de la base du phallus ; de même, le *M. caudo femoralis* parallèle au précédent, fait suite, latéralement, au transverse ventral de la ceinture.

γ) Les muscles de la région cloacale et phallique.

Le *M. transversus ventralis pelvis* forme un arc de cercle ventral résultant de deux moitiés qui naissent à hauteur des parties ischiatiques pour se réunir cranialement à hauteur des parties pubiennes. Ce muscle apparaît sur les figures b, c et d, planche VIII (coupes sagittales chez un embryon d'Orvet de 160 mg) et sur la figure a, planche IX (coupe transversale, chez un embryon de 132 mg) ; notons qu'il ne s'insère pas sur la ceinture (fig. a, planche IX).

Le *M. transversus cranialis cloacae* constitue plus caudalement un second arc de cercle dont les deux moitiés ne fusionnent pas sur la ligne médiane.

Le *M. transversus caudalis cloacae*, formé aussi de deux moitiés symétriques, s'enfonce dans la lèvre du même nom.

Le *M. retractor penis* longe médialement, dans sa portion craniale le muscle de la base du phallus, puis se situe dans l'axe du phallus.

Enfin le *M. obliquus cloacae* apparaît sur le bord latéral de chaque moitié de la ceinture, dans les coupes transversales.

Source - MNHN, Paris

δ) Les muscles propres de la ceinture.

L'important ensemble musculaire pubo-ischio-fémoral enveloppant les portions craniales des pubis chez le Lézard vert fait défaut chez l'embryon d'Orvet. Mais aux stades jeunes (130-160 mg) on constate qu'un amas de cellules serrées, vraisemblablement des myoblastes, orientées perpendiculairement à la face ventrale du pubis, et situé entre le bord ventral de la partie ischio-pubienne et le rudiment de fémur, dégénèrent (fig. b, c, planche X). Cet amas représente très probablement là l'ébauche d'une partie de l'ensemble des *M. pubo ischio femorales* en cours de nécrose. D'autres dégénérescences cellulaires s'observent sur le bord cranio-latéral de la partie pubienne de la ceinture. Par contre, on n'observe pas de cellules pycnotiques sur la face dorsale de la région pubienne et il n'y a là aucune ébauche musculaire.

En résumé, à ces stades relativement précoces du développement embryonnaire, les principaux faisceaux musculaires qui ont été décrits chez l'adulte par Müller O. (1913) et l'un de nous (Casc J. P., 1965), sont individualisés.

Au cours des stades ultérieurs les différents muscles que nous venons de décrire, en particulier le *caudo cloacalis* et le *caudo femoralis*, se développent considérablement.

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

I — Comparaison de la structure de la région pelvi-cloacale des deux espèces chez l'adulte et chez l'embryon.

Nous n'avons pas rencontré de difficultés majeures dans l'homologation des muscles de l'Orvet tels que l'oblique externe, le droit abdominal, le transverse ventral de la ceinture et l'ischio-caudal, muscles qui relient la ceinture aux régions environnantes et permettent de définir chez cette espèce un cadre architectural de type Lézard. Les repères anatomiques pour homologuer les diverses parties du squelette ont été choisis dans ce cadre.

Stokely (1947) reconnaît trois parties dans la pièce osseuse indivise de l'Orvet : l'ilion aurait des proportions normales, tandis que le pubis et l'ischion seraient réduits ; le processus pectiné, la tubérosité ischiatique et le foramen ischio-pubien n'étant plus visibles. La comparaison des deux formes que nous avons étudiées, depuis le stade embryonnaire jusqu'à celui de l'adulte conduit aux constatations suivantes :

— Le muscle oblique externe s'insère chez l'Orvet sur le bord cranial de la ceinture, et chez le Lézard vert sur le processus pectiné du pubis. Il est donc possible d'homologuer l'extrémité craniale de la baguette osseuse sur laquelle s'insère ce muscle chez l'Orvet, au processus pectiné du Lézard. La partie fibreuse qui prolonge cranialement le pubis chez l'Orvet représenterait alors sa portion pré-pectinée considérablement réduite et exempte d'ossification.

— Le muscle ischio-caudal se fixe par l'intermédiaire d'un tendon sur la ceinture, au niveau de la tubérosité ischiatique chez le Lézard. Le point d'insertion de ce muscle sur la partie ischiatique de l' « os pelvien » de l'Orvet peut, de ce fait, être homologué à cette tubérosité. Toute la partie de l'ischion qui, chez le Lézard, est comprise entre cette tubérosité et la symphyse ischiatique fait défaut chez l'Orvet.

— Chez le Lézard vert une lame fibreuse dorsale d'origine iliaque se scinde ventralement en deux parties principales : l'une sert d'aire d'attache pour la sangle que constitue le muscle transverse de la ceinture ; l'autre gagne la commissure et la région cloacale. Une lame fibreuse ventrale, constituant une cloison entre la musculature propre de la ceinture et celle du membre, réunit chez l'Orvet la lame dorsale aux portions ventrales de la ceinture ; ceci constitue un argument supplémentaire pour homologuer ces dernières à des parties pubienne et ischiatique.

Source : MNHN, Paris

— Le muscle transverse ventral de la ceinture constitue dans les deux cas un élément important dans le territoire situé en avant de l'ouverture cloacale, s'étendant cranio-caudalement sur l'espace de deux segments vertébraux. Ainsi, persiste-t-il chez l'Orvet, malgré l'absence d'hypoischion qui le divise en deux moitiés chez le Lézard vert. Il est donc un repère anatomique utile pour déceler les différences qui apparaissent dans cette région. En effet, les différences entre ces deux Lacertiliens, au niveau de la région étudiée, se déduisent avec d'autant plus de précision que le plan structural établi sur les ressemblances est pris en compte. Ces différences résultent soit de la destruction d'ébauches présomptives, soit de l'absence d'un ou de plusieurs éléments de la ceinture, soit de la destruction d'ébauches en partie différenciées. Ceci a des conséquences variées, en particulier des transformations correspondant à une fonction nouvelle. Ainsi toutes les parties ventrales du pubis et de l'ischion font défaut, et par conséquent il n'existe pas de symphyse, ni d'hypoischion.

Si un nodule représentant le fémur apparaît encore chez l'Orvet à titre individuel, par contre aucun des muscles du membre n'est présent. De plus, chez l'adulte, l'ensemble des muscles propres de la ceinture a disparu, alors qu'au cours du développement (embryons pesant 130-160 mg), on note à l'emplacement normal de l'ébauche de ces muscles un amas de cellules myoblastiques qui dégénèrent rapidement.

L'élément du caudo-fémoral qui entre en relation avec le fémur chez le Lézard vert, n'apparaît pas chez l'Orvet. Sont aussi absents des muscles qui n'ont pas de rapport avec le membre, mais avec l'ouverture cloacale, ainsi les muscles du cloaque (latéraux et médial) qui constituent chez le Lézard vert un système de fermèture de la fente cloacale.

En outre, certains faisceaux présentent des attaches apparemment différentes. Le droit abdominal s'insère sur l'extrémité antérieure de l'ischion et la partie du ligament pubo-ischio-fémoral tendue entre elle et le processus pectiné, chez les Scincomorphes comme chez les Anguimorphes à membres développés. Son insertion, chez l'Orvet, sur un prolongement fibreux prépectiné dérive de la position de son attache chez l'embryon; cette attache s'effectue sur l'extrémité craniale du pubis qui constitue le seul support ventral présent. Par ailleurs le transverse de la lèvre caudale et l'oblique du cloaque s'étendent vers l'avant jusqu'au même prolongement fibreux, et les muscles de la base du phallus s'insèrent sur les premières vertèbres caudales.

Parmi les transformations à mettre en relation avec une substitution de fonction, on peut notamment citer celle qui affecte l'axe vertébral au niveau de la charnière tronco-caudale. Chez l'Orvet l'attache de l'ilion avec un point de l'axe vertébral permet de définir une vertèbre sacrée dont la côte bifurquée constitue par ailleurs une lymphapophyse. Le Lézard vert possède, par contre, les deux vertèbres sacrées typiques chez les Sauriens (fig. 8). Dans la forme apode apparaît ainsi une région « cloacale » caractérisée par un parathorax protégeant les cœurs lymphatiques au détriment de la région vertébrale sacrée (Cligny, 1899; Gasc, 1967).

II — ÉTAPES SUCCESSIVES DE LA RUDIMENTATION* DES MEMBRES POSTÉRIEURS ET DE LA CEINTURE PELVIENNE CHEZ L'EMBRYON D'ORVET.

L'étude embryologique met en évidence les différentes étapes suivantes :

Membres postérieurs.

Ils apparaissent d'abord sous la forme d'une saillie de la paroi du corps constituée d'un amas de cellules mésodermiques recouvert par l'épiblaste. Une crête épiblastique s'ébauche au sommet de cette saillie au stade où le bourgeon allantoïdien mesure 2,5 mm de longueur, puis elle dégénère peu de temps après, ce dernier bourgeon atteignant alors entre 3,5 et 4 mm. L'ébauche du membre continue

* Le terme rudimentation sera pris ici exclusivement dans le sens suivant : processus morphogénétiques conduisant au cours de l'ontogénèse, à l'état rudimentaire (voir Raynaud A., 1974).

Source : MNHN, Paris

toutefois à croître et atteint son maximum de développement chez des embryons pesant 25 à 30 mg. Elle se présente alors comme un petit bourgeon de forme conique, d'environ 200 à 250 µ de hauteur ; ce bourgeon commence ensuite à régresser et s'affaisse. L'examen histologique montre qu'entre les stades de 60 à 100 mg, le tissu mésoblastique dense qui constitue l'essentiel de l'ébauche du membre, dégénère. Au stade 100 mg, cette dégénérescence est presque terminée (des pycnoses sont encore visibles) et l'emplacement de l'ébauche du membre n'est plus représenté que par une petite saillie en calotte sphérique de la paroi du corps (fig. c, planche V). Ainsi, au cours de cette phase du développement, tout le tissu mésoblastique situé à la périphérie de la saillie dégénère. Or, c'est le tissu qui normalement donne naissance aux muscles du membre postérieur. On peut donc dire que les ébauches potentielles de ces muscles sont très précocement détruites chez l'embryon d'Orvet. De même, dans le tissu mésoblastique situé dans l'axe de la saillie, un processus de destruction commence face à l'extrémité des prolongements somitiques (A. Raynaud, 1972 a) et se poursuit au cours du développement ultérieur ; en effet des pycnoses sont encore visibles dans cette région, chez les embryons de 100 mg (fig. c, planche V). Ainsi les ébauches potentielles du squelette du membre sont aussi très précocement détruites. Cependant un nodule de cellules situé un peu plus profondément (fig. c, planche V) échappe généralement à cette destruction et évolue, dans certains cas, en une ébauche cartilagineuse puis osseuse (fig. a, b, c, planche VI). Cette différenciation qui n'arrive à ce terme que chez la moitié environ des embryons (Raynaud, 1971 b) représente un rudiment de la partie proximale du fémur, rudiment qui avait été observé par Sewertzoff (1931). Étant donné son inconstance, il n'est pas étonnant qu'un certain nombre d'auteurs ne l'aient pas retrouvé.

Ceinture pelvienne.

Au contact du bord dorsal de ce rudiment de la partie proximale du fémur et médialement par rapport à lui, s'est différencié à partir d'une condensation de cellules mésoblastiques, l'amas de cellules cartilagineuses qui va donner naissance à la ceinture pelvienne. Dès l'origine, cette ébauche diffère de celle du Lézard parce que tout l'ensemble de la condensation mésoblastique subit la différenciation cartilagineuse, alors que chez le Lézard une organisation de trois centres distincts de chondrification se réalise au départ. De ce fait, les parties pubienne, ischiatique et iliaque de la ceinture forment chez l'embryon d'Orvet, un ensemble indivis. Il n'y a donc pas une fusion ultérieure du pubis, de l'ischion et de l'ilion comme le supposaient Fürbringer (1870) et d'autres auteurs après lui ; cette particularité avait attiré l'attention de Müller O. (1913). Au cours du développement ultérieur, la partie iliaque de la ceinture de l'Orvet s'allonge notablement ; par contre les parties ischiatique et pubienne restent relativement courtes. L'étude embryologique montre en effet que de nombreuses cellules meurent dans la pointe médiale de la partie ischiatique, entre les stades compris entre 250 et 400 mg. Ce phénomène de dégénérescence peut expliquer l'arrêt du développement des parties ventrales de l'ischion. En ce qui concerne le pubis, qui continue à s'allonger cranialement quelque peu, l'étude embryologique n'apporte pas de données précises pouvant expliquer son développement incomplet : on n'observe pas de cellules en dégénérescence dans son ébauche aux stades de 200 à 500 mg ; toutefois des pycnoses assez nombreuses sont présentes dans les assises mésenchymateuses coiffant son extrémité craniale aux stades de 120 à 160 mg ; nous ignorons si ce phénomène peut avoir un rapport avec l'arrêt de développement ultérieur de l'ébauche pubienne.

Les observations embryologiques et anatomiques montrent que les *M. pubo ischio femorales*, muscles propres de la ceinture qui forment un amas important autour de la partie antérieure des os pubis du Lézard, sont absents chez l'Orvet. Leur origine embryologique n'a pu être déterminée avec certitude. Ils semblent naître à partir d'une nappe mésoblastique isolée très tôt à la base de l'ébauche du membre et pouvant provenir soit des cellules mésoblastiques basophiles des bords latéraux de cette base, soit des somites ayant pénétré dans celle-ci. Quelle que soit l'interprétation choisie, ces muscles font complètement défaut sur la face interne de l'ébauche de la ceinture de l'Orvet (chez le Lézard, cette partie interne, dorsale, des muscles se relie à ceux de la cuisse). Par contre on trouve aux stades de 130 à 150 mg sur la face latérale de la ceinture de l'Orvet, des amas de cellules légèrement éosi-

Source : MNHN, Paris

nophiles, qui sont vraisemblablement des myoblastes et qui doivent représenter une partie de l'ensemble des ébauches des *M. pubo ischio femorales* du Lézard. L'étude embryologique montre que ces amas cellulaires dégénèrent entre les stades 130 à 160 mg (planche X), ce qui explique l'absence du complexe musculaire propre à la ceinture, chez l'adulte.

III — Mécanismes possibles de la rudimentation du membre et de la ceinture, chez l'Orvet (*Anguis fragilis* L.).

Une interprétation embryologique de la rudimentation des membres de l'Orvet a été formulée à plusieurs reprises par l'un de nous (A. Raynaud, 1962 a et b, 1963, 1971 a, 1972 b, 1974). Elle est fondée sur l'observation de la dégénérescence spontanée, précoce, de la crête apicale épiblastique qui s'ébauche au sommet des membres antérieurs et postérieurs de l'embryon. Comme les expériences réalisées chez les embryons d'Oiseaux par Saunders J. W. (1948) l'ont montré, la crête apicale commande la croissance du bourgeon du membre et la différenciation ultérieure de ses parties distales; après l'ablation chirurgicale de la crête, l'ébauche du membre cesse de croître et de différencier des parties nouvelles; suivant le stade plus ou moins précoce auquel la crête est supprimée, l'ébauche du membre qui se constituera après l'opération possèdera seulement des constituants proximaux ou des constituants proximaux et distaux.

Chez l'embryon d'Orvet, la dégénérescence précoce de la crête apicale doit être responsable de l'arrêt très précoce du développement de l'ébauche des membres : la plupart des constituants cellulaires de cette ébauche (cellules mésodermiques basophiles latérales qui auraient donné naissance aux muscles du membre et éléments cellulaires axiaux qui auraient donné naissance au squelette) ne se différencient pas faute d'une stimulation suffisante d'origine apicale et dégénèrent. Toutefois, et conformément aux résultats obtenus par Saunders (1948), la crête apicale a pu, avant de régresser, influencer l'ébauche de la partie proximale du stylopode et provoquer ainsi la différenciation d'un rudiment de la partie proximale du fémur.

Cette conception a été étendue, à titre d'hypothèse de travail, à la morphogenèse de la ceinture (Raynaud A., 1971 b); d'ailleurs quelques données acquises chez les Amphibiens par Harrison (1918) et Detwiler (1918) suggèrent que l'ébauche du membre influence la différenciation de la ceinture correspondante. On peut concevoir que pendant le court intervalle de temps qui précède sa régression, la crête apicale du moignon de membre de l'Orvet ait pu induire un développement incomplet de la ceinture pelvienne; peut-être une déficience somitique intervient-elle également; les autres éléments cellulaires, ébauches présomptives des parties médiales ischiatiques et pubiennes, insuffisamment stimulés dégénèreraient. Une étude expérimentale est en cours pour essayer de vérifier ces conceptions; mais l'interprétation présentée s'accorde avec les observations effectuées au cours de la présente étude : nombreuses pycnoses existant dans les ébauches des membres et sur les côtés médiaux de la ceinture entre les stades de 50 et 100 mg; dans la pointe médiale de la partie ischiatique, aux stades de 250 à 400 mg et dans les ébauches musculaires, aux stades de 130 à 160 mg. Ces destructions cellulaires rendent compte de l'arrêt du développement du membre et de certaines parties de la ceinture pelvienne au cours de la vie embryonnaire de l'Orvet.

IV — Interprétation des similitudes et des différences observées dans la constitution de la région cloacale du Lézard vert et de l'Orvet.

Nous pouvons nous interroger sur les facteurs responsables des différences observées entre ces deux types de Lézards, l'absence de certains éléments et la modification d'autres.

Au cours du développement embryonnaire de l'Orvet, une dégénérescence cellulaire s'observe à la fois dans les ébauches des membres, dans celles de certaines parties de la ceinture pelvienne et dans certains muscles entrant en rapport avec cette ceinture : cette destruction cellulaire est intense dans les ébauches des membres qui régressent ainsi presque totalement; elle est limitée à certaines parties de la ceinture (parties médiales ischiatique et pubienne) et à certains muscles (ébauche du

Source : MNHN, Paris

pubo ischio femoralis internus). La rudimentation du membre et de la ceinture de l'Orvet consiste, donc, essentiellement, en un arrêt du développement embryonnaire ; et cette conception rejoint les idées de Camp C. L. (1923) et de Essex R. (1927) ; cet arrêt de développement est probablement la conséquence de la dégénérescence spontanée précoce de la crête apicale de l'ébauche du membre.

Diverses observations suggèrent que la différenciation incomplète de la crête apicale et sa disparition chez l'embryon d'Orvet pourraient relever d'une déficience somitique ; on sait en effet que le somite exerce une fonction inductrice essentielle à la formation des membres et chez l'embryon d'Orvet une relation spatiale a été observée entre des épaississements localisés de l'épiblaste et l'extrémité des prolongements somitiques (A. Raynaud et J. Vasse, 1968, 1969 ; A. Raynaud, 1971 a, 1972 b) ; d'autre part le nombre de somites envoyant des prolongements ventraux dans le territoire somatopleural présomptif du membre est réduit chez l'Orvet par rapport au nombre de somites entrant en jeu chez les espèces à membres bien développés (A. Raynaud et J. Vasse, 1968) ; et enfin l'influence somitique sur la somatopleure de l'ébauche du membre paraît affaiblie chez l'Orvet (A. Raynaud, 1972 b) et plusieurs des cellules des prolongements somitiques dégénèrent précocement ; quelques données expérimentales sont en faveur de cette interprétation (A. Raynaud, 1973).

Le *primum movens* de la rudimentation des membres et des ceintures de l'Orvet semble donc consister en une déficience de la fonction somitique ; or nous avons envisagé (A. Raynaud et J. Vasse, 1968 ; A. Raynaud, 1971 a, 1972 b) que cette déficience pourrait être liée à l'augmentation du nombre des somites chez les embryons de Reptiles serpentiformes, comme chez les Ophidiens[1]. L'augmentation du nombre des somites, génétiquement déterminée, pourrait se réaliser chez les embryons, par l'intermédiaire de la chorde dorsale ou du tube nerveux, organes qui contrôlent, normalement, la segmentation des cordons mésodermiques para-axiaux. Le ou les facteurs à l'origine de la rudimentation des membres et des ceintures pourraient ainsi avoir exercé leurs effets en modifiant les capacités fonctionnelles du tube nerveux ou de la chorde dorsale, en ce qui concerne leur action sur la différenciation somitique (A. Raynaud, 1972 b), mais les facteurs en cause peuvent avoir agi, également, à d'autres niveaux à des stades plus tardifs, directement sur les capacités fonctionnelles des somites des membres ou encore sur les capacités fonctionnelles de la crête apicale ou du mésoblaste de l'ébauche du membre.

Quoiqu'il en soit, parmi ces facteurs, on doit envisager des modifications génétiques de type mutation, avec modification ou perte de certains gènes. Si la modification génétique a été brutale elle aura pu entraîner d'emblée l'arrêt total ou partiel du développement du membre ; et les altérations des *premières étapes* du développement de l'ébauche des membres de l'Orvet (et également d'autres Reptiles serpentiformes et des Ophidiens) peuvent s'interpréter selon cette conception d'un arrêt de développement *ab initio* (A. Raynaud, 1972 b, 1974). Mais on peut également envisager une modification génétique plus nuancée n'entraînant qu'une déficience plus faible de la fonction somitique : dans ce cas, un membre ne présentant qu'une certaine déficience se formera, cette déficience se réalisant toujours par l'entrée en jeu du même mécanisme morphogénétique que dans le cas précédent ; mais par le jeu des facteurs sélectifs au sein d'une population (mode d'habitat particulier des animaux à membres réduits par exemple, cohabitation entraînant une reproduction entr'eux, des animaux à membres réduits), on peut envisager à titre d'hypothèse que cette déficience, si elle relève d'altérations polygéniques puisse s'exagérer au cours des siècles ; la rudimentation du membre pourrait, en s'accentuant, paraître continue et pourrait être considérée comme « orthogenèse négative », au sens de Sewertzoff (1931) ; mais, en réalité, elle se réaliserait par étapes successives, par des arrêts de développement répétés.

Ces deux interprétations portent sur le membre. Mais il reste à rendre compte de la totalité des observations faites dans le domaine de l'anatomie comparée. La réticence des morphologistes vis-à-vis des solutions proposées par les premiers généticiens était fondée sur la disproportion flagrante entre l'effet des mutations étudiées sur les animaux actuels, soit ponctuelles, soit désorganisatrices, et la complexité et l'interrelation des structures de tout organisme. La conception d'une mutation systémique avancée par Goldschmidt (1940), aurait pu concilier les deux points de vue, mais elle conduit à

1. Sewertzoff (1927-28) avait déjà noté cette augmentation du nombre des somites chez les embryons de ces espèces, augmentation entraînant l'allongement du tronc mais il n'avait pu la relier directement à la rudimentation des membres, ignorant alors la fonction inductrice des membres exercée par les somites.

Source : MNHN, Paris

envisager une suite d'hypothèses concernant l'interdépendance obligatoire d'une multitude de gènes distincts, ou un « chef d'orchestre » génétique, et la viabilité immédiate par insertion dans un écosystème, suppositions qui sont toutes contredites par les travaux récents portant sur la génétique des populations et l'écologie des formes apodes.

Nous avons envisagé ici la comparaison à un niveau structural limité, et nous avons relevé qu'à l'intérieur d'un même plan général, les différences entre l'Orvet et le Lézard vert se caractérisent par l'absence de certains éléments chez l'Orvet, ceci entraînant une certaine réorganisation de l'ensemble, compte tenu de la correction apportée par l'examen de *Gerrhonotus* son plus proche parent qui soit pourvu de membres (vide *supra*). Il nous paraît nécessaire d'envisager aussi le niveau de l'organisme tout entier, et au delà celui d'un système plus vaste comprenant l'environnement auquel cet organisme est adapté. Or, comment expliquer ces corrélations entre plusieurs systèmes dont l'ensemble caractérise les formes actuelles de Squamates serpentiformes? Problème déjà posé par Sewertzoff (1931) pour ce qui concerne l'élongation du corps, et que sont venus compliquer les travaux sur la consolidation des os du crâne, la tendance à la fermeture de la capsule cérébrale (Bellairs et Underwood, 1951), les transformations de la musculature de l'axe vertébro-costal (Mosauer, 1935; Auffenberg, 1920; Gans, 1962; Gasc, 1967 a), les modifications des organes des sens (Walls, 1940; Gans et Wever, 1972), des centres nerveux (Larsell, 1926; Stefanelli, 1943; Senn et Northcutt, 1973), du comportement reproducteur (Noble et Bradley, 1933; Noble, 1937). En outre, l'étude comparative portant sur l'ensemble des Squamates serpentiformes (Gasc, 1967, 1970, 1974) montre que ces caractères communs maintenus à travers de profondes transformations présentent des modalités qui satisfont à la fois le cadre systématique d'origine et les exigences de modes de vie beaucoup plus riches et variés que les « refuges » supposés par Essex (1927). La mutation globale et unique, aboutissant à la production d'un animal serpentiforme devrait donc avoir eu lieu un grand nombre de fois dans les diverses lignées, et indépendamment parfois dans un même genre (*Ghalcides*, *Scelotes*, etc...). Or, on sait qu'une mutation modifiant beaucoup le phénotype diminue considérablement la valeur sélective, c'est-à-dire la chance de survie des individus affectés au sein de la population.

Doit-on alors comme Sewertzoff (1931), Böker (1935-37) et Stokely (1947) mettre au contraire l'accent sur les facteurs sélectifs de l'environnement intervenant après une mutation unique mais restreinte, pour renforcer au cours des âges la tendance originelle? Comme toute hypothèse « orthogénétique », celle-ci laisse jouer un grand rôle à une tendance intérieure adaptative dont on voit mal le support matériel, et fait appel à une conception trop restrictive de l'action des gènes; celle que Mayr (1974) qualifie de « génétique en sacs de haricots », selon laquelle chaque gène est responsable d'un caractère, indépendamment des autres gènes, et où les populations sont constituées d'une somme de lignées individuelles.

Ainsi paraît-il préférable de distinguer l'élongation de l'axe vertébral et la réduction des membres, de l'ensemble des autres caractères présents à des degrés divers chez toutes les espèces serpentiformes. Pour les premiers, les gènes responsables, par l'intermédiaire d'inducteurs, de la segmentation du mésoderme para-axial, apparaissent au centre du processus de l'élongation du tronc, et, en raison de la modification dans la fonction somitique, de la réduction des membres (Raynaud, 1972 b). Cette interprétation fondée sur les mécanismes de la morphogenèse du membre permet de rendre compte de l'allongement du corps d'un Lézard et de la rudimentation concomitante des membres. Ainsi pourrait se constituer un Lézard à corps serpentiforme. Toutefois, chez les Reptiles serpentiformes actuels, on note un accord entre la forme adulte et le mode de vie (lié au milieu) depuis les espèces souterraines jusqu'aux espèces arboricoles, ce qui implique des modifications étendues portant sur différents organes et tissus (crâne, denture, organes des sens, etc...).

Le problème qui se pose est de savoir comment ces autres modifications ont pris naissance : sont-elles corrélatives des premières (allongement du corps et rudimentation des membres) par une liaison organique ou dérivent-elles des effets de l'environnement sur un Lézard à corps allongé? On peut supposer l'action de plusieurs gènes dont certains ont probablement un effet pléiotropique, d'autres une liaison (interaction épistatique), au sein de population dont le « pool » génétique est constamment en variation. Comme toute combinaison n'est certainement pas sélective, nous serions conduits, dans l'état actuel de nos connaissances à imaginer un changement progressif qui a maintenu à chaque étape

Source : MNHN, Paris

ce que Mayr (1974) nomme une homéostasie de développement et peut-être pour les adultes un isolement écologique. La richesse en possibilités adaptives s'est manifestée par la convergence dans plusieurs lignées de la « déviation » apode, et l'existence sympatrique d'espèces voisines (*Scelotes inornatus* et *Scelotes brevipes*).

Les recherches futures devront apporter des éléments d'information sur ces diverses suppositions ; en particulier l'étude génétique des populations du genre *Scelotes* en Afrique du Sud, l'étude de leur variabilité en rapport avec le degré de réduction spécifique des membres et des tentatives de croisement entre lignées à membres plus ou moins réduits pourraient apporter des données importantes dans le cadre de ce problème. De même une étude embryologique comparée de la formation des rudiments de membres chez diverses espèces de Reptiles serpentiformes apportera des notions intéressantes ; mais ce sera surtout l'embryologie expérimentale qui devra procurer une connaissance plus complète des facteurs entrant en jeu dans la rudimentation des membres et apporter les données essentielles à l'interprétation des mécanismes de la rudimentation.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

1. La comparaison anatomique des adultes permet de reconnaître les parties manquantes dans la région pelvi-cloacale chez l'Orvet : le membre et sa musculature, mais aussi les parties ventrales, pubienne et ischiatique, de la ceinture et la musculature propre (MM. pubo-ischio-fémoraux). Tous les autres constituants de la région peuvent être homologués chez l'Orvet, y compris la masse du muscle caudo-fémoral qui paraît ainsi appartenir au territoire morphogénétique caudal et non pas appendiculaire ; le faisceau gagnant normalement le fémur est absent.

2. Au cours du développement embryonnaire de l'Orvet on assiste à la destruction de l'ébauche du membre (squelette et muscles), à une différenciation incomplète de la ceinture qui ne s'organise pas en éléments distincts, à l'arrêt de développement de certaines de ses parties par suite de mort cellulaire et à la dégénérescence de parties du complexe musculaire pubo-ischio-fémoral, tandis que les autres éléments ne se forment pas.

3. Malgré les différences importantes dans la forme, l'étude comparative des deux espèces montre que l'ensemble de la région pelvi-cloacale est construit sur un même plan général, en particulier la ceinture et ses compléments tendino-aponévrotiques. Certaines parties font défaut chez l'Orvet, d'autres sont modifiées dans leur rapport (insertion du droit abdominal sur le prolongement fibreux du pubis), d'autres enfin sont transformés (côtes sacrées en lymphapophyses).

4. Diverses hypothèses peuvent être invoquées pour rendre compte de la rudimentation des membres et de la ceinture pelvienne chez l'Orvet. L'arrêt de développement qui s'observe au cours de l'ontogenèse, probablement dû à une déficience de l'induction somitique et à la dégénérescence de la cape apicale, est génétiquement contrôlé. Seuls des travaux ultérieurs tant en embryologie expérimentale, qu'en génétique sur des populations de Lézards à membres réduits, pourraient préciser l'étendue de la modification génétique initiale et les mécanismes évolutifs qui ont permis le maintien d'une harmonie au sein du génotype, conférant au phénotype une valeur sélective.

Source . MNHN, Paris

RÉSUMÉ

I — L'examen des rapports existant entre les éléments squelettiques, tendino-aponévrotiques, musculaires et nerveux de la région pelvi-cloacale de *Lacerta viridis* (Lacertidés, Scincomorphes) et de *Gerrhonotus coeruleus* (Anguidés, Anguimorphes) met en évidence un plan d'organisation chez les formes à membres bien développés. Le sacrum se compose de deux vertèbres auxquelles s'attache la pièce la plus dorsale de la ceinture. Des symphyses unissent les pièces ventrales respectivement avec leurs symétriques. Les deux moitiés de la ceinture forment ainsi une arche doublée par un système tendino-aponévrotique qui forme une sangle reliant les pièces squelettiques et la paroi du corps.

II — Divers éléments de ce plan d'organisation se retrouvent chez l'Orvet (*Anguis fragilis*, Anguidés, Anguimorphes). Ainsi, malgré l'absence de suture et de cavité acétabulaire, on peut reconnaître trois parties dans la ceinture pelvienne : une partie iliaque, en relation avec une seule côte sacrée, une partie ischiatique où se fixe le tendon du muscle ischio-caudal et une partie pubienne, où se fixent les derniers faisceaux du muscle oblique externe. L'ensemble musculaire caudo-fémoral n'est plus représenté que par ses parties caudales. Les parties ventrales du pubis, de l'ischion et leurs symphyses manquent et l'on ne trouve plus trace des muscles propres de la ceinture (pubo-ischio-fémoraux).

III — Chez l'embryon de Lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.), la ceinture pelvienne se constitue à partir de trois centres de chondrification apparaissant au sein d'un massif de cellules mésoblastiques, dans la paroi latéro-ventrale du corps, au niveau de la tête du fémur. Ces centres de chondrification représentent les ébauches des trois pièces de la ceinture : pubis, ischion et ilion; ils sont en place chez les embryons pesant 80 à 90 mg. Aux stades ultérieurs, la chondrification se poursuit proximodistalement, du côté cranial et médial pour l'ébauche pubienne, du côté ventral et médial pour l'ébauche ischiatique, du côté dorsal et caudal pour l'ébauche iliaque. Les ébauches pubienne et ischiatique de chaque côté du corps s'unissent médialement et forment des symphyses. La mise en place des différents muscles ou groupes musculaires en relation avec la ceinture est décrite à trois stades du développement : les principaux muscles sont ébauchés chez les embryons pesant 80 à 90 mg et aux stades de 120 à 150 mg, la musculature pelvi-cloacale a déjà les principales caractéristiques de l'adulte; on note en particulier un développement important des muscles propres de la ceinture, subdivisés en plusieurs faisceaux, entourant ventralement et dorsalement le pubis et l'ischion et unissant ces pièces au fémur (muscles pubo-ischio-fémoraux).

IV — Chez l'Orvet (*Anguis fragilis* L.), la ceinture pelvienne se forme à partir d'un amas de cellules mésoblastiques qui se constitue au-dessous de l'ébauche du membre postérieur et devient histologiquement reconnaissable chez les embryons de 50 à 60 mg; sa chondrification débute au stade de 80 à 90 mg et c'est l'ensemble de l'ébauche qui se chondrifie en une formation indivise; dans celle-ci on peut cependant reconnaître, grâce à des degrés différents dans l'état de chondrification, trois constituants en continuité : un prolongement cranial représentant la partie pubienne, une courte saillie médiale, représentant la partie ischiatique et une partie grossièrement cylindrique s'enfonçant en direction caudale et dorsale, ébauche de la partie iliaque.

Aux stades précoces du développement embryonnaire (50-100 mg) de nombreuses cellules mésoblastiques dégénèrent dans l'ébauche du membre (en particulier tout le tissu mésoblastique qui aurait donné naissance aux muscles du membre et également la presque totalité du tissu axial qui aurait formé le squelette du membre) et sur le bord latéral de chaque moitié de la ceinture pelvienne. Toute-

Source : MNHN, Paris

fois un nodule de cellules mésoblastiques situé à la base du membre échappe à cette destruction et va donner naissance à l'ébauche de la partie proximale du fémur ; cette ébauche se chondrifie chez un certain nombre d'embryons (chez les autres elle dégénère) puis elle s'ossifiera aux stades de 300 à 350 mg. Aux stades de 250 à 350 mg de nombreuses cellules dégénèrent dans la pointe médiale de la partie ischiatique. Au stade de 400 mg, chaque moitié de la ceinture forme une pièce unique, ébauche de « l'os pelvien » de l'adulte, légèrement ossifiée à sa périphérie.

Les différents muscles en rapport avec la ceinture chez l'adulte ont pu être identifiés chez les embryons (l'étude a surtout porté sur les stades de 100 à 160 mg) ; on a constaté qu'aux stades de 130 à 160 mg, un ensemble de cellules de type myoblaste, dégénère sur le bord latéro-ventral de la ceinture ; c'est vraisemblablement tout l'ensemble des ébauches de la partie externe des muscles pubo-ischio-fémoraux qui est détruit à ce stade ; sur la face interne de la ceinture ces ébauches font défaut. D'autre part d'après les points d'insertion du muscle droit abdominal et du ligament du muscle ischio-caudal on peut déduire que la partie médiale de l'ischion et du pubis, qui est présente chez l'embryon de *Lacerta viridis* ne se forme pas chez l'embryon d'Orvet.

Ces données embryologiques montrent que comme pour les membres de l'embryon, l'état rudimentaire de la ceinture de l'Orvet résulte d'un arrêt de développement au cours de l'ontogénie ; les mécanismes responsables de cette rudimentation sont envisagés et une interprétation est proposée pour la réalisation de la rudimentation plus ou moins accentuée des membres et des ceintures au cours de la phylogénie des espèces serpentiformes.

Laboratoire Pasteur, 20, rue des Moulins, Sannois 95110
et Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue de Buffon, Paris (V^e^).

SUMMARY

I — The study of the relations between the skeletal, aponevrotic, muscular and nervous elements in the pelvi-cloacal region of *Lacerta viridis* (*Lacertidae*, *Scincomorpha*) and *Gerrhonotus coeruleus* (*Anguidae*, *Anguimorpha*), put forward a general scheme of organization existing in the lizards with well developped limbs.

The sacrum consists of two vertebrae receiving the most dorsal piece of the girdle. Symphyses link the left and right portions of both ventral pieces. Both halves of the girdle form an arch, duplicated outward by an aponevrotic system with the shape of a strap linking bones and body wall.

II — Several elements of this scheme are found in the glass-worm (*Anguis fragilis*, *Anguidae*, *Anguimorpha*). For instance, three parts can be recognized in the pelvic girdle, although no suture, neither acetabular cavity are visible. The iliac part is connected with one sacral rib only ; on the ischiadic part is fixed the tendon of *m. ischio-caudalis* ; on the pubic part are attached the last bundles of *m. obliquus externus*. The muscular set of *m. caudo-femoralis* appears only in its caudal parts. The ventral portions of the pubis, the ilium, and their symphyses are absent ; there is no trace of the own muscles of the girdle (*m. pubo-ischio femorales*).

III — In embryos of *Lacerta viridis* Laur., three centers of chondrification appear amid a mass of mesoblastic cells, in the latero-ventral part of the body, at the femoral head level ; they represent the anlagen of the three pieces of the girdle : *pubis*, *ischium* and *ilium* ; they are formed in embryos weighting from 80 to 90 mg. At the ulterior stages, the chondrification is continued proximo-distally, on the cranial and medial side for the pubian anlage, on the ventral and medial side for the ischiatic anlage, on the dorsal and caudal side for the iliac anlage. The pubian and ischiatic anlagen of every

Source : MNHN, Paris

side of the body are connected medially and form two symphyses. The different muscles or muscular groups presenting a relation with the girdle are described at three stages of the development : in embryos of 80 to 90 mg, the anlagen of the main muscles are formed and in embryos of 120 to 150 mg, the pelvi-cloacal musculature has, already, acquired the main characters of that of the adult ; particularly, an important development of the own muscles of the girdle is observed ; these muscles are subdivised in several fasces, surrounding ventrally and dorsally the *pubis* and the *ischium* and connecting these pieces to the femur (*M. pubo-ischio-femoralis*).

IV — In *Anguis fragilis*, the pelvic girdle takes origin from a blastem of mesoblastic cells which forms under the anlage of the posterior limb and becomes histologically differentiated in embryos weighting from 50 to 60 mg ; its chondrification begins to the stage of 80 to 90 mg and it is the whole anlage which chondrifies in an undivided formation ; however it is possible to distinguish in this formation — in consequence of differences in the condition of the chondrification — three components in continuity : a cranial part representing the pubian part of the girdle ; a short median process corresponding to the ischiatic part ; and a roughly cylindric posterior part, growing in caudal and dorsal direction, anlage of the iliac part of the girdle.

At early stages of the embryonic life, numerous mesoblastic cells degenerate in the limb bud (particularly all the mesoblastic blastem which would have given rise to the muscles of the limb ; and also the greatest part of the axial tissue which would have given rise to the skeleton of the limb) and on the lateral side of the girdle. However a group of mesoblastic cells located at the base of the limb bud escape to this destruction and gives rise to the anlage of the proximal part of the femur ; in a certain number of embryos, this anlage shall chondrify (when it degenerates in others) and next will became ossified at the stages of 300 to 350 mg. During the period of development extending from 250 to 350 mg, numerous cells die in the median extremity of the ischiatic part of the girdle. At the stage of 400 mg, every half of the girdle is an undivided structure, anlage of the "pelvic bone" of the adult, which begins to ossify at its periphery.

The different muscles linked to the girdle have been identified in the embryos (chieffly in embryos weighting from 100 to 160 mg). At stages of 130 to 160 mg, numerous cells, of myoblastic appearance, degenerate on the latero-ventral border of the girdle : they represent very likely the whole external part of the anlagen of the *M. pubo-ischio-femoralis* which are destroyed at this stage ; on the internal border of the girdle, these anlagen are absent.

From the localisation of the insertion point of the *M. rectus abdominis* and of the ligament of the *M. ischio-caudalis* we may infer that the median parts of the *ischium* and of the *pubis* which are present in the embryos of *Lacerta viridis* do not develop in the embryos of *Anguis fragilis*.

These embryological data establish that, alike for the limb buds, the rudimentary condition of the pelvic girdle of the embryo of *Anguis fragilis* results from an arrest of development ; the mechanisms involved in this rudimentation are examined and a working hypothesis is elaborated to explain the different degrees of rudimentation of the limbs and of the girdle encountered in the various phylums of snake-like Reptiles.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AUFFENBERG (W.). — A review of the trunk Musculature of the limbless land Vertebrates. *Am. Zool.*, 1962, **2**, pp. 183-190.

D'A. BELLAIRS (A.). — The limbs of Snakes, with special reference to the hind limb rudiments of *Trachyboa boulengeri*. *Brit. J. Herpet.*, 1950, **1**, pp. 73-83.

D'A. BELLAIRS (A.) et UNDERWOOD (C.). — The origin of Snakes. *Biol. Rev.*, 1951, **26**, pp. 193-237.

BÖKER (H.). — Einführung in die vergleichende biologische Anatomie. *Jena*, 1935-37, **2**, 228 p.

BORN (C.). — Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von *Anguis fragilis* L. *Zool. Anz.*, 1883, **6**, pp. 537-539.

BYERLY (Th.). — The Myology of *Sphenodon*. *Univ. Iowa Stud. nat. Hist.*, 1925, **11**, **6**, pp. 1-50.

CAMP (C.). — Classification of the Lizards. *Bull. Mus. Nat.*, 1923, **48**, pp. 289-435.

CLIGNY (A.). — Vertèbres et cœurs lymphatiques des Ophidiens. *Bull. Sc. France et Belgique*, 1899, 5e sér., **1** (32), pp. 341-461.

COPE (E. D.). — On degenerate types of scapular and pelvic archs in the Lacertilia. *J. Morph.*, 1892, **7**, pp. 223-244.

CUVIER (C.). — Leçons d'Anatomie comparée. Crochard, Paris, 1835 (8 tomes 2e éd.).

DETWILER (S. R.). — Experiment on the development of the shoulder girdle and the anterior limb of *Amblystoma punctatum*. *J. exp. Zool.*, 1918, **25**, pp. 499-537.

DUERDEN (J. E.). — Methods of Evolution ; *South African Ass. Adv. Sci.*, 1903 (Cité par Essex 1927).

ESSEX (R.). — Studies in Reptilian degeneration. *Proc. Zool. Soc.*, London, 1927, **2**, pp. 879-945.

FÜRBRINGER (M.). — Knochen und Muskeln der Extremitäten bei Schlangenännlichen Saurien. Leipzig, 1870.

CADOW (H.). — Beiträge zur Myology der hinteren Extremität der Reptilien. *Morph. Jahrb.*, 1882, **7**, pp. 329-466.

CANS (C.). — Terrestrial locomotion without limbs. *Am. Zool.*, 1962, **2** (2), pp. 167-182.

CANS (C.) et WEVER (E. G.). — The Ear and Hearing in Amphisbaenia (Reptilia). *J. Exp. Zool.*, 1972, **179** (1), pp. 17-34.

CASC (J. P.). — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. I. *Anguis fragilis* (Anguidae, Lacertilia) et *Python sebae* (Boidae, Ophidia). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1965, 2e sér., **37** (6), pp. 916-925, 1966, **38** (2), pp. 99-110.

CASC (J. P.). — Retentissement de l'adaptation à la locomotion apode sur le squelette des Squamates. Coll. Int. « Évolution des Vertébrés », C.N.R.S., Paris, 1966, 16 fig., pp. 360-380.

CASC (J. P.). — Introduction à l'étude de la musculature axiale des Squamates serpentiformes. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1967, sér. A, **48** (2), pp. 69-124, 46 fig., pl. I-IV.

CASC (J. P.). — Réflexions sur le concept de « Régression » des organes. *Rev. Questions Scientifiques*, Louvain, 1970, **141** (2), pp. 175-195.

CASC (J. P.). — Les variations columnaires dans la région présacrée des Sauriens. Application à la reconstruction de *Lacerta goliath* Mertens. *Ann. Paléontol.* (Vertébrés), 1971, **51** (1), pp. 133-155.

CASC (J. P.). — L'interprétation fonctionnelle de l'appareil musculo-squelettique de l'axe vertébral chez les Serpents (Reptilia). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1974, **83**, pp. 1-182.

GASC (J. P.) et RENOUS (S.). — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. II. *Scelotes brevipes* et *Scelotes inornatus* (Scincidae, Sauria). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1974, 3e sér. 264, Zoologie 186, pp. 1701-1712.

Source : MNHN, Paris

GASC (J. P.), RAYNAUD (A.), RENOUS (S.) et PIEAU (C.). — Contribution, embryologique et anatomique, à la recherche d'homologies dans la région pelvi-cloacale chez un Lézard à membres bien développés (*Lacerta viridis* Laur.) et chez un Lézard serpentiforme (*Anguis fragilis* L.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1973, **277**, pp. 1155-1158.

GEGENBAUR (C.). — Zur Systematik der Rückenmuskeln. *Morph. Jahrb.*, 1896, **24**, pp. 205-208.

GEOFFROY-SAINT-HILAIRE (E.). — *Mém. Mus. Hist. Nat.*, 1825, **12**.

GOLDSCHMIDT (R.). — The material basis of Evolution. New Haven, 1940.

HAINES (R. N.). — The homology of the flexor and adductor muscles of the thigh. *J. Morph.*, 1934, **56**, pp. 21-49.

HARRISON (R. G.). — Experiments on the development of the Fore limb of *Amblystoma*, a self-differentiating equipotential system. *J. exp. Zool.*, 191B, **25**, 413-461.

Von HEUSINGER (C. F.). — Untersuchungen über die Extremitäten der Ophider nebs Beruerkungen über die Extremitäten Entwickelung in Allgemeinen. *Zeitsch. f. d. Organ. Physik*, 1928, **3**, pp. 481-523.

HOFFSTETTER (R.). — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates *in* : Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). C.N.R.S. éd., 1962, 243-279.

HOFFSTETTER (R.) et GASC (J. P.). — Vertebrae and ribs *in* : Gans, Williams, Parsons, Biology of the Reptilia. *Acad. Press*, London, New-York, I, A, 1969, pp. 201-310, 82 fig.

HUMPHRY (G. M.). — Notes on the muscles of the glass-snake (*Pseadopus pallasii*). *J. Anat. Physiol.*, 1B72, **6**, 2B7-292.

KRIEC (H.). — Beiträge zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Anguis fragilis*, *Chalcides tridactylus* und *Lacerta serpa. Arch. Entwickl.*, 1919, **45**, pp. 571-601.

KRIEGLER (W.). — Zur Myologie der Beckens und der Hinterextremität der Reptilia. *Morph. Jahrb.* 1961, **101** (4), pp. 541-625.

LARSELL (O.). — The cerebellum of Reptiles. *J. Comp. Neur.*, 1926, **41**.

LEYDIC (F.). — Die in Deutschland lebeuden Arten der Saurier. Tubingen, 1872, pp. 1-262. (Verlag der H. Laupp'schen Buchlandlung).

MAYR (E.). — Populations, espèces et évolution. Hermann édit., Paris, 1974, 496 p.

MEHNERT (E.). — Untersuchungen über die Entwicklung des Os hypoischium (os cloacae ant.). Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei den Eidchsen. *Morph. Jahrb., Z. f. Anat. u. Entwick.*, 1891, **17**, pp. 123-243.

MIVART (St G.). — Notes on the myology of *Iguana tuberculata*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1867, pp. 766-797.

MIVART (St G.). — On the myology of *Chamaeleon parsonii*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1870, pp. 850-890.

MOSAUER (W.). — The myology of the trunk region of Snakes and its significance for Ophidian taxonomy and phylogeny. *Univ. Calif., Los Angeles, Pub. Biol. Sc.*, 1935, **1** (6), pp. B1-120, 15 fig.

MÜLLER (O.). — Neue Untersuchungen über die Extremitätengürtel von *Anguis fragilis* (Inaugural-Dissertation) — Bern — Academische Buchhandlung von Max Drechsel, 1913, pp. 1-39.

NISHI (S.). — Zur vergleichenden Anatomie der eigentlichen (genuinen) Rückenmuskeln. Morph. Jahrb., 1919a, **50**, pp. 16B-318.

NISHI (S.). — Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln des Beckenausganges, Musculus exitus pelvis. *Arb. Anat. Inst. Kaiserlich-japanischan Univ. Sendai*, 1919b, **3**, pp. 1-72.

NOBLE (G. K.). — The sense organs involved in the Courship of *Storeria*, *Thamnophis* and other Snakes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 19 , **73**, p. 673.

NOBLE (G. K.) et BRADLEY (H. T.). — The mating behavior of Lizards; its bearing on the theory of sexual selection. *Ann. New York Acad. Sc.*, 1933, **35**, pp. 25-100, 12 fig.

OSAWA (O.). — Beiträge zur Anatomie der Hatteria. *Arch. mikr. Anat.* 1898, **51**, pp. 4B1-691.

PERRIN (A.). — Membre postérieur chez un certain nombre de Batraciens et de Sauriens. *Bull. Sci. Fr. Belg.*, 3e sér., 1892, pp. 372-552.

RAYNAUD (A.). — Les ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1962a, **254**, pp. 3449-3451.

RAYNAUD (A.). — Étude histologique de la structure des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) au cours de leur développement et de leur régression. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1962b, **254**, pp. 4505-4507.

Source : MNHN, Paris

RAYNAUD (A.). — La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs. *Bull. Soc. Zool. France*, 1963, **88**, pp. 299-324.

RAYNAUD (A.). — On the factors involved in the arrest of development of the limb buds in the Lizard, *Anguis fragilis*. *Indian J. Zoot.*, 1969, **70**, pp. 47-53.

RAYNAUD (A.). — Nouvelles observations sur l'intervention des prolongements des somites dans la morphogenèse précoce des membres chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1971a, **72**, pp. 311-314.

RAYNAUD (A.). — Sur le développement des ébauches des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1971b, **273**, pp. 181-184.

RAYNAUD (A.). — Le développement embryonnaire des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne du Python réticulé (*Python reticulatus*). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1971c, **273**, pp. 380-383.

RAYNAUD (A.). — Sur la dégénérescence cellulaire dans le constituant somitique de la partie mésoblastique de l'ébauche du membre de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1972a, **274**, pp. 1835-1838.

RAYNAUD (A.). — Morphogenèse des membres rudimentaires chez les Reptiles : un problème d'embryologie et d'évolution. *Bull. Soc. Zool. France*, 1972b, **97**, pp. 469-485.

RAYNAUD (A.). — Greffe d'un segment de tronc de Lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) sur l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *Ann. Embryol. Morph.*, 1972c, **5**, pp. 203-212.

RAYNAUD (A.). — Culture *in vitro* de tronçons de corps de jeunes embryons de Reptiles; expériences d'ablation et de greffes de somites. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1972d, **275**, pp. 1171-1174.

RAYNAUD (A.). — Données embryologiques sur la rudimentation des membres chez les Reptiles. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 1974, **110**, pp. 26-40 (séance du 21 Novembre 1973).

RAYNAUD (A.) et VASSE (J.). — Les relations entre les somites et les ébauches des membres antérieurs chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *Arch. Anat. micr. morph. exp.*, 1968, **57**, pp. 227-254.

RAYNAUD (A.) et VASSE (J.). — Les relations entre les somites et la crête de Wolff chez les embryons de Reptiles. *Arch. Biol.* (Liège), 1969, **80**, pp. 95-120.

RIBBING (L.). — Muskeln und Nerven der Extremitäten *in* : Bolk, Hdb d. Vgl. Anatomie der Wirbeltiere. Berlin und Wien, 1938, **5**, p. 605-656.

ROBINSON (P. L.). — The Evolution of the Lacertilia *in* : Problèmes actuels de Paléontologie (évolution des Vertébrés). C.N.R.S. éd., 1967, pp. 395-407.

ROMER (A. S.). — The development of tetrapod limb musculature. The thigh of *Lacerta*. *J. Morph.*, 1942, **71**, pp. 251-298.

ROMER (A. S.). — Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press, 1956, p. 772.

SALLE (O.). — Untersuchungen über die lymphapophysen von Schlangen und schlangenähnlichen Saurien. Inaug. Dissert. Göttingen, Leipzing, 1881.

SANDERS (A.). — Myology of Platydactylus japonicus. *Proc. Zool. Soc.*, London, 1870, pp. 413-426.

SAUNDERS (J. W.). — The proximo distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm. *J. Exp. Zool.*, 1948, **108**, pp. 363-404.

SAUVACE (H. E.). — Étude sur le membre du Pseudope de Pallas. *Ann. Sci. Nat.*, 6, 7, pp. 1-13.

SCHINDEWOLF (O. H.). — Palaeontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin, 1936.

SENN (D. G.) et NORTHCUTT (G.). — The forebrain and midbrain of some Squamates and their bearing on the origin of Snakes. *J. Morph.*, 1973, **140** (2), pp. 135-152.

SEWERTZOFF (A. N.). — Über die Beziehungen zwischen der Ontogenese und der Phylogenese der Tiere. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1927-1928, **63**, pp. 51-180.

SEWERTZOFF (A. N.). — Studien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, 1931, **53**, pp. 611-699.

SMALIAN (C.). — Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. *Zeitschrift für Wiss-Zool.*, 1885, **42**, pp. 125-202.

STEFANELLI (A.). — Osservazioni comparative sin nuclei-cerebellari dei Rettili in relazione al differente modo di locomozione. *Monit. Zool. Ital.*, Firenze, 1943, **54**, pp. 65-72.

STOKELY (P. S.). — Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of Lizards. *Am. Midl. Nat.*, 1947, **38**, pp. 725-54.

Source : MNHN, Paris

SUKHANOV (V. B.). — Some problems of phylogeny and system of Lacertilia seu Sauria. *Zool. J. Akad. Nauk. SSR*, 1961, **40**, pp. 73-83.

UNDERWOOD (G.). — On Lizards of the family *Pygopodidae*. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morph.*, 1957, **100** (2), pp. 207-268.

VALLOIS (H. V.). — Les transformations de la musculature de l'épisome chez les Vertébrés. *Arch. Morph. Gén. Exp.*, 1922, **13**, pp. 1-535.

WALLS (G.). — Ophtalmogical implications for the early history of Snakes. *Copeia*, 1940, pp. 1-8.

VON WETTSTEIN (O.). — Rhynchocephalia, in : Kükenthal, Handbuch der Zoologie, Berlin und Leipzig, 1931, **7** (1) (2), p. 1.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Coupes transversales du corps au niveau de la région pelvi-cloacale, chez un embryon de *Lacerta viridis* Laur. pesant 83 mg. (Gr. = 64).

Figure *a*. — Coupe passant par la partie craniale de l'ébauche du pubis (é.P.) du côté droit ; cette ébauche est constituée par des cellules mésenchymateuses serrées, bien distinctes du tissu mésenchymateux lâche de la paroi latérale et ventrale du corps. Latéralement, une petite condensation de cellules représente l'ébauche du processus pectiné (é.p.p.) du pubis sur lequel va s'insérer l'ébauche du *muscle oblique externe* (m.obl.ex.).

Figure *b*. — Coupe passant par le pubis au niveau du foramen par lequel passe le nerf obturateur ; deux masses musculaires situées dorsalement et ventralement par rapport à l'ébauche pubienne (de structure précartilagineuse à ce niveau) représentent les ébauches des *muscles pubo-ischio-fémoralis, internus* et *externus* (é.m.p.isch.f.in. et é.m.p.isch.f.ex.). La coupe passe aussi par les ébauches des ischia (é.isch.) qui ont commencé à se chondrifier dans leur partie latérale (à droite sur la figure) et qui médialement sont constituées par un tissu dense serré, distinct du mésenchyme lâche de la paroi ventrale du corps.

Figure *c*. — Coupe passant par les ébauches de l'ilium (Il.) et de l'ischium (Isch.) au niveau du fémur (F.). Noter que ces ébauches sont, là, constituées par deux noyaux se chondrifiant au sein d'un tissu mésoblastique dense serré qui les unit entre elles et à la tête du fémur. Le *muscle ischio-trochantericus* est ébauché (é.m.isch.tr.) ; de même, dans la paroi ventrale du corps le muscle transverse de la ceinture (é.m.tr.c.).

Figure *d*. — Coupe passant au niveau du cloaque (Ur., urodaeum) et des ébauches phalliques ; dans ces ébauches, le muscle rétracteur (é.m.r.ph.) se différencie. Dans la partie latérale du champ cloacal, deux masses musculaires contiguës représentent les ébauches du muscle *caudo-fémoral* (é.m.cd.f.) et d'un muscle de la queue s'étendant cranialement jusqu'au bord latéral du champ cloacal (é.m.cd.cl.). De part et d'autre de l'urodaeum, dorsalement par rapport aux muscles du phallus, on reconnaît les ébauches des tendons des muscles ischio-caudaux (é.t.m.isch.c.). (é.Il., ébauche de l'ilion, dont la chondrification est moins avancée que plus cranialement, au niveau du fémur ; comparer avec la figure *c*).

(all. : allantoïde ; ao. : aorte ; ch. : chorde ; int. : intestin ; més. : mésonéphros ; n.r. : nerf rachidien ; t.all. : tige de l'allantoïde ; t.nerv. : tube nerveux ; Ur. : urodaeum).

Source - MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

Coupes frontales du corps, au niveau de la région pelvi-cloacale, chez un embryon de *Lacerta viridis* Laur. pesant 123 mg. (Cr. = 58).

Figure *a*. — Coupe dans la paroi ventrale montrant les deux ébauches du *muscle transverse de la ceinture* (m.tr.c.) et la partie ventrale des ischia (Isch.). Dans la queue (q.), les deux grosses masses musculaires situées de part et d'autre de la ligne médiane sont les *muscles ischio-caudaux* (m.isch.c.). (l., ligament).

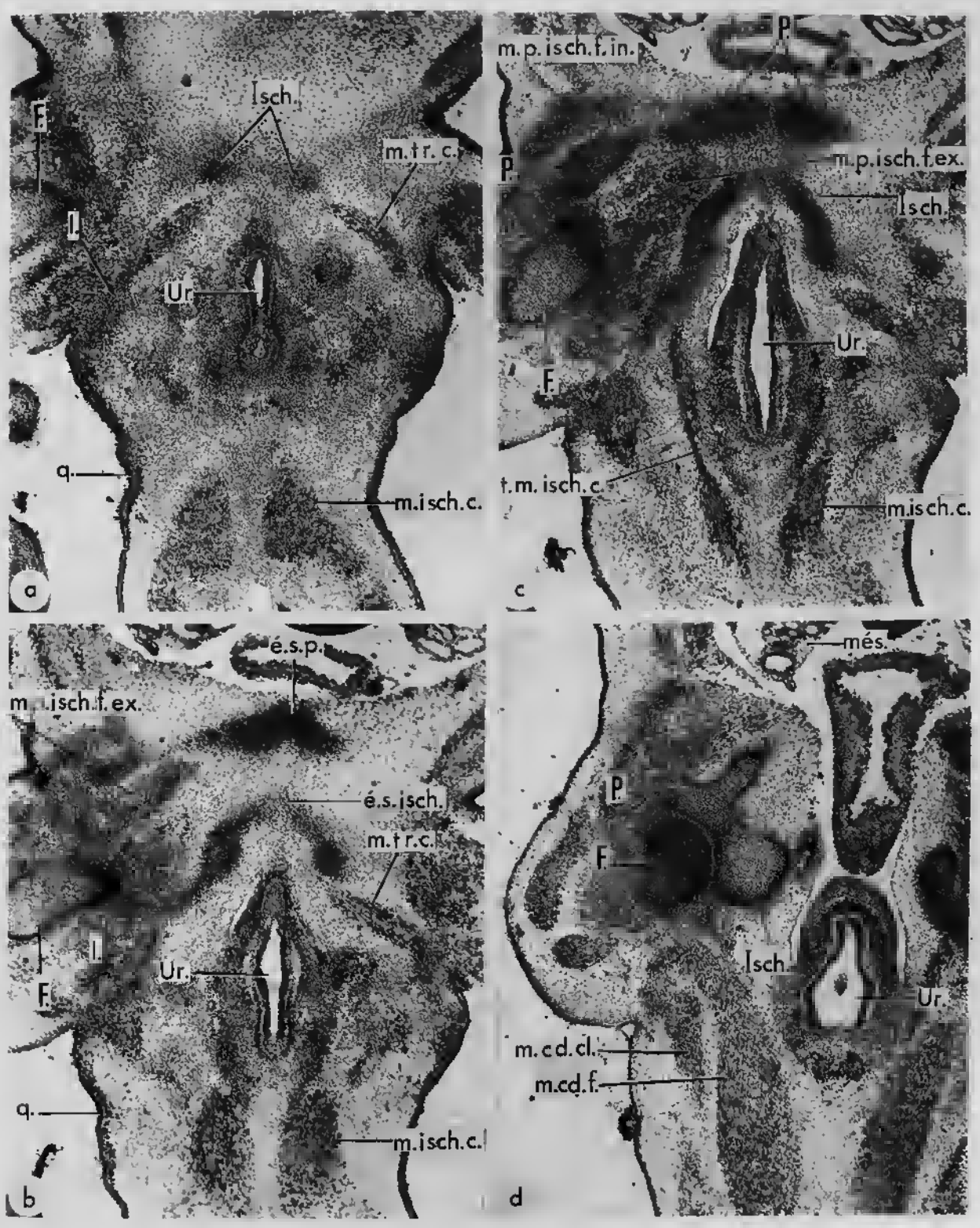
Figure *b*. — Coupe passant au niveau des ébauches des symphyses pubienne et ischiale (é.s.p. et é.s.isch.). Latéralement, entre les ébauches pubienne et ischiale (à gauche sur la figure), on reconnaît deux faisceaux musculaires, ébauches du *muscle puba-ischio-femoralis externus*. Noter l'emplacement du ligament (l.) qui sépare la cuisse de la région cloacale et caudale.

Figure *c*. — Coupe passant par les ébauches des pubis (P.) et des ischia (Isch.) à hauteur du fémur (F.) et montrant sur presque toute sa longueur le tendon d'un *muscle ischio-caudal* (t.m.isch.c.).

Figure *d*. — Coupe au niveau du point de soudure des centres de chondrification du pubis (P) et de l'ischium (Isch.) : on note, à ce niveau, une orientation différente et une différenciation des cellules (en cartilage) moins avancée que dans les deux pièces de la ceinture ; il n'y a plus maintenant de continuité entre ces pièces et la tête du fémur, une mince lacune les sépare (comparer avec la figure *c*, Planche I). Noter, dans la queue, l'importance du *muscle caudo-fémoral* (m.cd.f.).

(F., fémur ; q., queue ; ur., Urodaeum).

Source . MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Coupes transversales du corps, au niveau de la région pelvi-cloacale, chez un embryon de *Lacerta viridis* Laur. pesant 148 mg. (Gr. = 50).

Figure *a*. — Coupe au niveau de la partie craniale des pubis (P.) qui en se soudant forment l'ébauche de la symphyse pubienne (é.s.p.); noter qu'un premier faisceau (1) du *muscle pubo-ischio-femoralis internus* entoure latéralement et dorsalement les pubis.

Figure *b*. — Coupe au niveau de la partie moyenne des pubis (P.) passant du côté gauche (à droite sur la figure) par le processus pectiné (p.p.) sur lequel s'insère le muscle oblique externe (m.obl.ext.). Les pubis sont entourés latéralement et dorsalement, par les faisceaux (1, 2 et 3) du *muscle pubo-ischio-feuoralis internus* (2 et 3 partent médialement du prolongement caudal de la symphyse pubienne, p.c.s.p.), ventralement par le muscle *pubo-ischio-femoralis externus* (faisceau 1') (m.dr.abd., muscle droit abdominal).

Figure *c*. — Coupe au niveau de l'ébauche de la symphyse ischiale (é.s.isch.) passant du côté gauche (à droite sur la photographie) par le foramen du pubis (P.) qui est traversé par le nerf obturateur (n.o.). Un faisceau (4) du *muscle pubo-ischio-femoralis internus* (m.p.isch.f.in.) s'insère dorsalement sur l'ébauche de la symphyse ischiale; à ce niveau, on reconnaît le faisceau 1' et on observe un deuxième faisceau (2') du *muscle pubo-ischio-femoralis externus* (m.p.isch. f.ex.).

Figure *d*. — Coupe au niveau du prolongement caudal de la symphyse ischiale (p.c.s.isch.), futur hypo-ischium; sur cette partie de la ceinture s'insèrent dans leur partie craniale, les deux faisceaux du muscle transverse de la ceinture (m.tr.c.); noter la position du *muscle ischio-trochantericus* qui unit le trochanter du fémur (F.) à l'ischium. (é.l.cr.cl., ébauche de la lèvre craniale du cloaque).

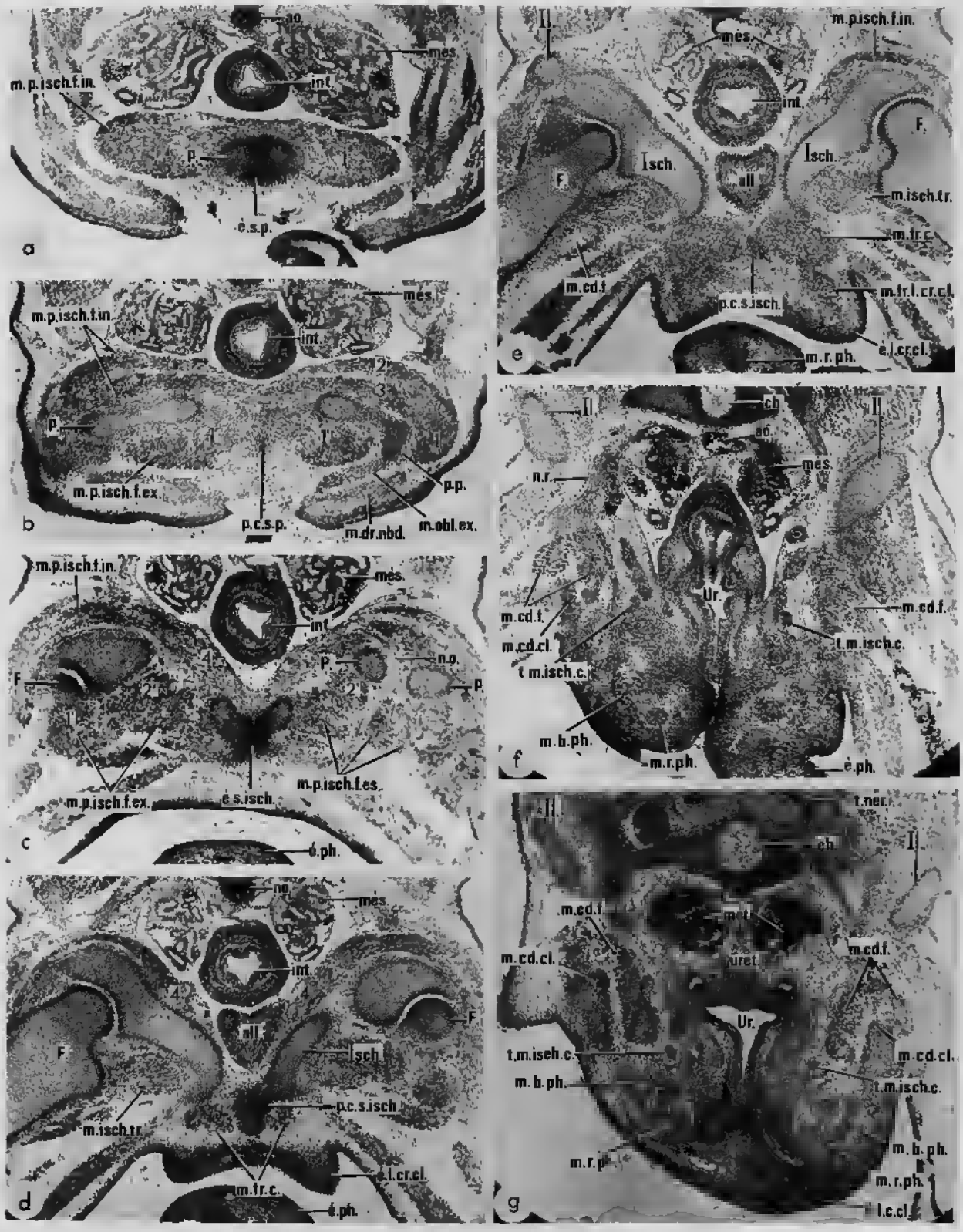
Figure *e*. — Coupe au niveau de l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) montrant l'emplacement du *muscle transverse de la lèvre craniale du cloaque*; ce muscle longe ventralement le muscle transverse de la ceinture (m.tr.c.) (m. cd.f., partie fémorale du *muscle caudo-fémoral*).

Figure *f*. — Coupe au niveau des ébauches phalliques (é.ph.). Noter sur le bord latéral du champ cloacal, la position des faisceaux du *muscle caudo-fémoral*; l'un est situé dans la cuisse; l'autre, lui faisant suite, est situé dans la région cloacale et est longé latéralement par un faisceau allant dans la queue (m.cd.cl.). De chaque côté de l'urodaeum (Ur.), deux petites masses circulaires représentent les ébauches des *tendons des muscles ischio-caudaux* (t.m.isch.c.); à ce niveau, ces tendons sont situés dorsalement par rapport aux ébauches des muscles des phallus (muscle de la base du phallus, m.b.ph. et muscle grand rétracteur du phallus, m.r.ph.).

Figure *g*. — Coupe au niveau de l'ébauche de la lèvre caudale du cloaque (é.l.c.cl.). Noter la position des différents éléments musculaires de la région cloacale (muscle de la base du phallus, m.b.ph. et muscle grand rétracteur du phallus, m.r. ph.) et caudale (muscle caudo-fémoral, m.cd.f., tendon du muscle ischio-caudal, t.m.isch.c.).

(all., allantoïde; ao., aorte; ch., chorde; é.ph., ébauche phallique; int., intestin; més., mésonéphros; mét., métanéphros; n.r., nerf rachidien; t.nerv., tube nerveux; Ur., urodaeum; uret., uretère).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

Coupes transversales du corps, au niveau de la région pelvi-cloacale, chez un embryon de *Lacerta viridis* Laur. pesant 308 mg. (Cr. = 48).

Figure *a*. — Coupe au niveau de la symphyse pubienne (s.p.); le muscle *pubo-ischio-femoralis internus* entoure totalement cette symphyse.

Figure *b*. — Coupe au niveau de la partie moyenne du pubis (P.) passant par le processus pectiné (p.p.) du côté droit (à gauche sur la photographie) : ce processus est devenu très saillant, on voit bien l'insertion du *muscle oblique externe*. Noter l'emplacement des différents faisceaux des muscles pubo-ischio-fémoraux, internes et externes. La cavité abdominale s'étant totalement refermée, les faisceaux du *muscle droit abdominal* (m.dr.abd.) sont maintenant en place dans la paroi ventrale du corps.

Figure *c*. — Coupe au niveau du foramen pubien du côté droit (traversé par le nerf obturateur n.o.) et de la symphyse ischiale (s.isch.) montrant la subdivision en plusieurs faisceaux du *muscle pubo-ischio-femoralis externus* (m.p.isch. f.ex.) et l'insertion sur la symphyse ischiale d'un faisceau (4) du *muscle pubo-ischio-femoralis internus* (m.p.isch.f.in.).

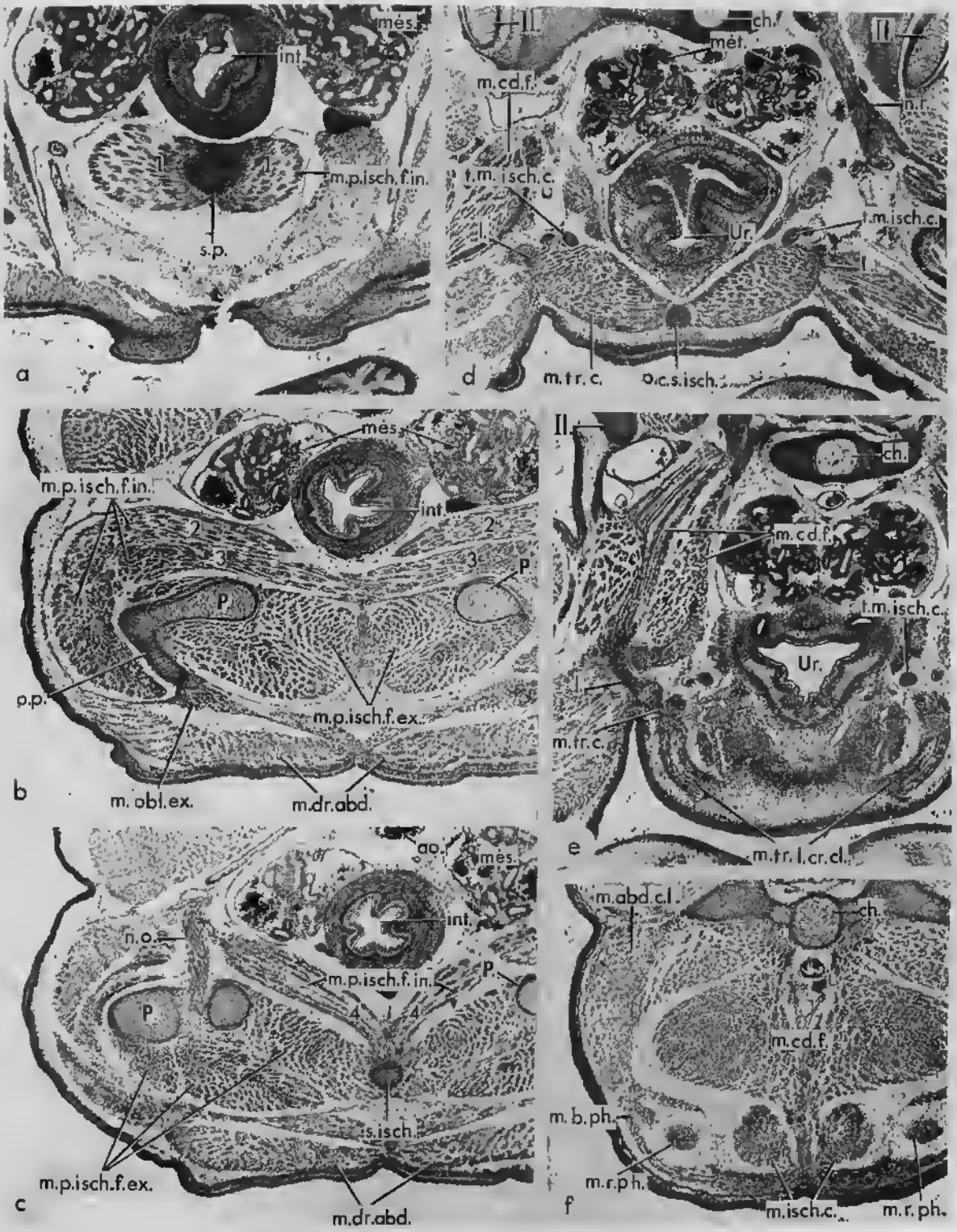
Figure *d*. — Coupe montrant la position du *muscle transverse de la ceinture* (m.tr.c.); ce muscle s'étend du prolongement caudal de la symphyse ischiale (p.c.s.isch.) ou hypo-ischium au ligament (l.) situé sur le bord latéral du champ cloacal entre la cuisse et ce champ cloacal; il est longé dorsalement par le tendon du muscle ischio-caudal (t.m.isch.c.).

Figure *e*. — Coupe au niveau de la lèvre craniale du cloaque montrant la position du muscle transverse de cette lèvre (m. tr.l.cr.cl.). (m.cd.f. : muscle caudo-fémoral; seul le faisceau médian correspond à ce muscle, il est longé latéralement — trait de rappel supérieur — par un faisceau relié d'une part à l'axe vertébral et d'autre part à un ligament (l.) séparant la cuisse du champ cloacal).

Figure *f*. — Coupe dans la queue; noter l'important développement des muscles caudo-fémoraux (m.cd.f.) (m.isch.c., muscles ischio-caudaux; m.b.ph., muscle de la base du phallus; m.r.ph., muscle rétracteur du phallus; m.abd.cl., muscle *abductor caudae lateralis*).

(ao., aorte; ch., chorde; int., intestin; més., mésonéphros; mét., métanéphros; n.o., nerf obturateur; n.r., nerf rachidien; ur., Urodaeum).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

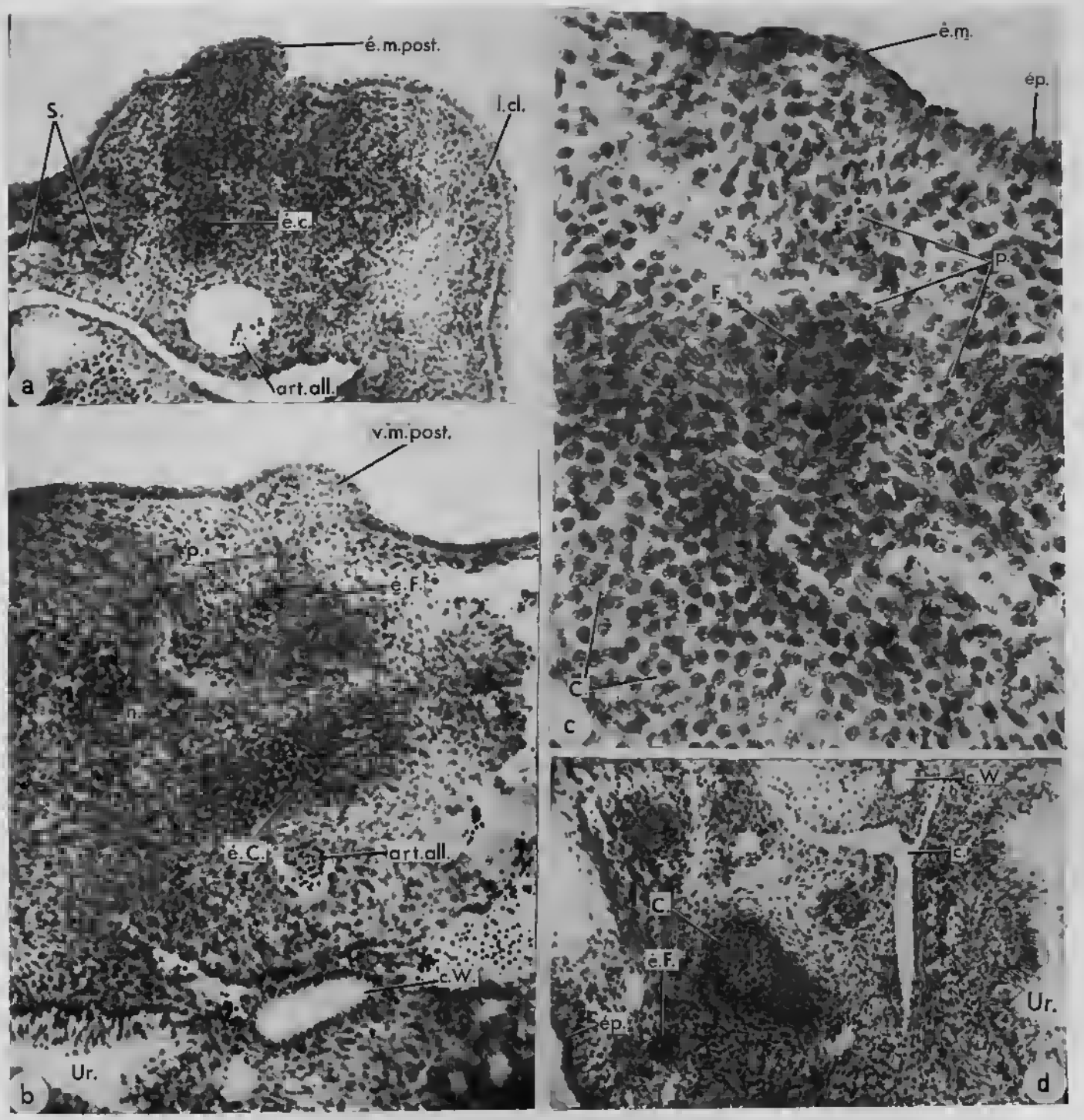
FIGURE *a*. — Coupe histologique à hauteur de l'ébauche du membre postérieur gauche d'un embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) pesant 55 mg. En dessous de l'ébauche du membre (é.m.post.) en voie de régression, une condensation de cellules mésoblastiques (é.c.) représente l'ébauche encore indifférenciée de la moitié gauche de la ceinture pelvienne, (art.all., artère allantoïdienne; l.cl., lèvre craniale du cloaque; s., somites). (Gr. = 136).

FIGURE *b*. — Coupe histologique au niveau de la moitié droite de la ceinture pelvienne d'un embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) pesant 88 mg. Le vestige de l'ébauche du membre postérieur droit se présente sous forme d'une faible surélévation (v.m.post.) à l'intérieur de laquelle des cellules dégénèrent (p. : pycnoses); un petit groupe de cellules à noyau un peu plus volumineux que ceux des cellules voisines représente l'ébauche de la partie proximale du fémur (é.F.); au-dessous, une condensation cellulaire allongée, en voie de chondrification (é.C.) représente l'ébauche de la moitié droite de la ceinture pelvienne. (art.all., artère allantoïdienne; c.W. : canal de Wolff; n., nerf; ur., urodaeum). (Gr. = 200).

FIGURE *c*. — Coupe histologique à travers l'ébauche du membre postérieur droit d'un embryon d'Orvet pesant 100 mg. Cette ébauche de membre (é.m.) est dans un état de régression avancée, réduite à une très faible surélévation et de nombreuses cellules dégénèrent encore dans sa partie interne; le nodule de cellules (F.) qui va constituer l'ébauche du fémur est reconnaissable entre l'ébauche (c.) en voie de chondrification, de la ceinture et l'ébauche du membre. (ép., épiblaste; p.. pycnoses). (Gr. = 500).

FIGURE *d*. — Vue générale montrant, sur une coupe transversale passant à hauteur de l'urodaeum (Ur.) chez un embryon d'Orvet pesant 124 mg, la position de l'ébauche de la ceinture (C.) et celle de l'ébauche de la partie proximale du fémur (é.F.); (c., coelome; c.W., canal de Wolff; ép., épiblaste). (Gr. = 136).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

FIGURES *a* à *c*. — Trois stades de la différenciation de l'ébauche du rudiment de la partie proximale du fémur (é.F.), au cours du développement embryonnaire de l'Orvet (*Anguis fragilis* L.).

a. — embryon de 90 mg : l'ébauche de la ceinture est en cours de chondrification ; l'ébauche du fémur n'est représentée que par un petit amas de cellules indifférenciées. (Gr. = 275).

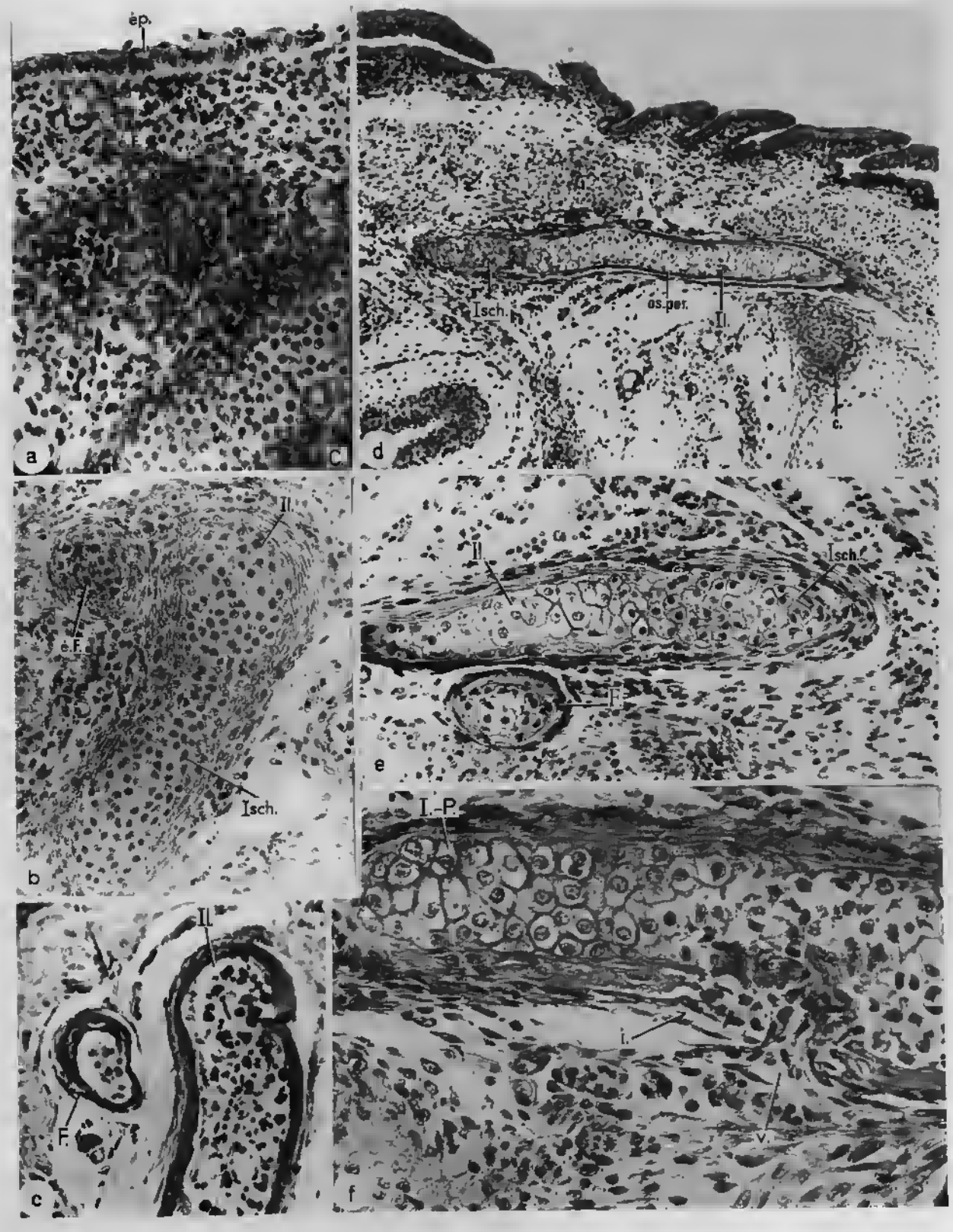
b. — embryon de 154 mg : à côté de la ceinture chondrifiée, le rudiment de fémur comporte une partie centrale chondrifiée entourée par un périchondre épais. (Gr. = 275).

c. — fœtus de 411 mg : l'ébauche de la ceinture pelvienne et l'ébauche de la partie proximale du fémur (F.) sont ossifiées. (Gr. = 255).

FIGURES *d* et *e*. — Deux coupes à travers la moitié droite de la ceinture pelvienne chez un embryon d'Orvet pesant 341 mg ; autour de la partie chondrifiée s'est formée une couche d'os périchondral (os.pér.) la partie distale de la ceinture est appuyée contre une côte (c.) ; le rudiment de fémur (F.) est ossifié à sa périphérie. (Il., partie iliaque de la ceinture ; Isch., partie ischiatique de la ceinture). (Gr. = 100 pour la photographie *d* et Gr. = 268 pour la photographie *e*).

FIGURE *f*. — Coupe à travers la moitié gauche de la ceinture pelvienne d'un embryon d'Orvet pesant 407 mg : l'ossification périchondrale est interrompue (i.) au niveau de la pénétration d'un vaisseau (v.). (I.-p., partie ischio-pubienne de la ceinture). (Gr. = 413).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Dégénérescence cellulaire dans les constituants des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne, chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) (p., pycnoses ; G., ébauche cartilagineuse de la ceinture ; é.F., ébauche de la partie proximale du fémur).

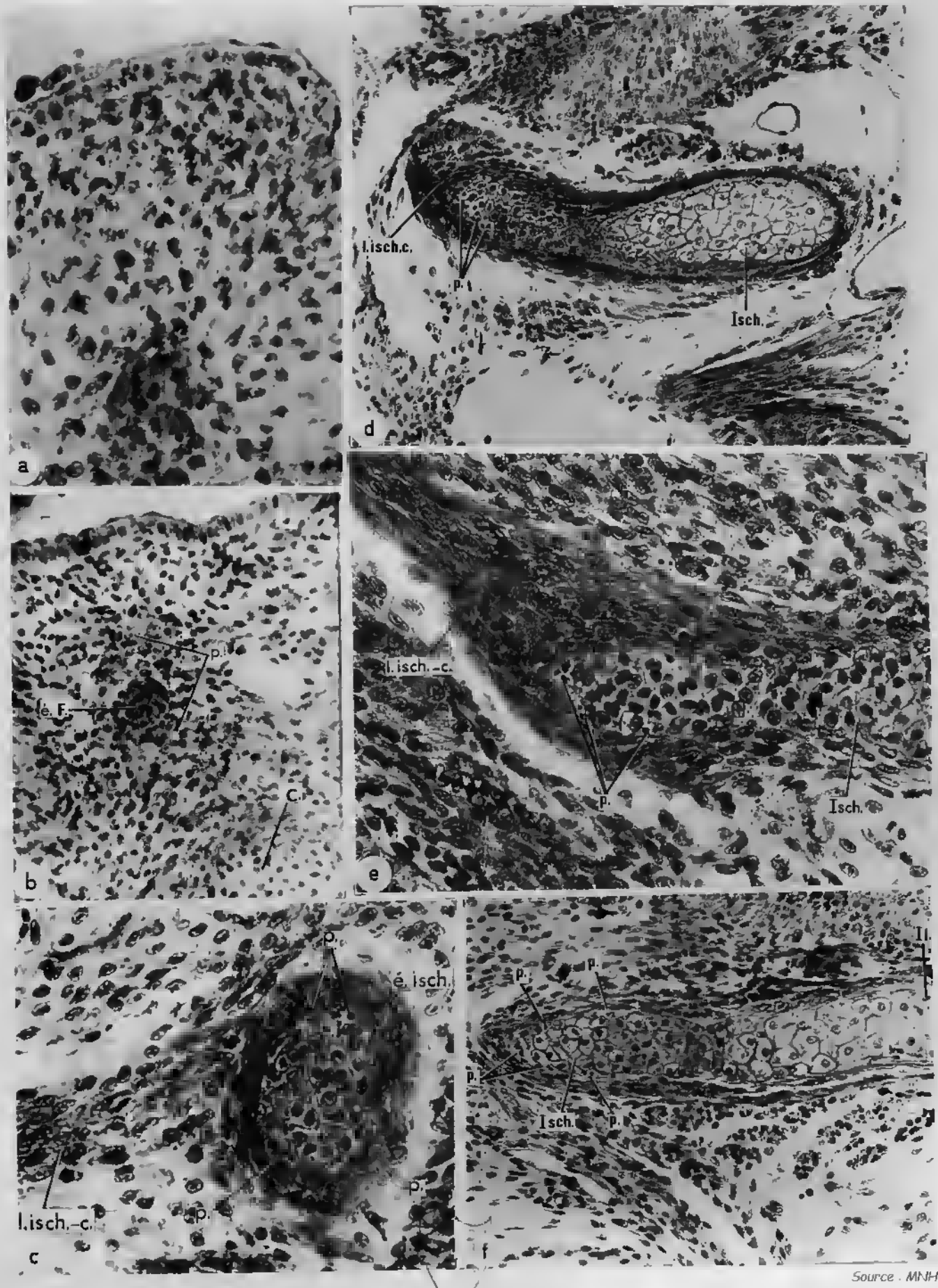
FIGURE *A*. — Dégénérescence du tissu mésohlastique à l'intérieur de l'ébauche du membre postérieur chez un embryon d'Orvet de 78 mg. (Gr. = 431).

FIGURE *b*. — Dégénérescence tissulaire dans la partie interne de l'ébauche du membre et dans les tissus entourant l'ébauche du fémur chez un embryon d'Orvet de 124 mg. (Gr. = 288).

FIGURES *c*, *d* et *e*. — Coupes transversale s et sagittales de la pointe médiane de la partie ischiatique de la ceinture pelvienne chez des embryons d'Orvet pesant de 200 à 250 mg : de nombreuses cellules dégénèrent dans cette extrémité. (l. isch.-c., ligament du muscle ischio-caudal ; Isch., partie ischiatique de la ceinture). (Gr. = 500 pour la photographie *c* ; Gr. = 225 pour la photographie *d* et Gr. = 412 pour la photographie *e*).

FIGURE *f*. — Poursuite de la dégénérescence cellulaire dans la pointe médiane de la partie ischiatique de la ceinture pelvienne, chez un embryon d'Orvet plus âgé que le précédent, pesant 341 mg. (Mêmes abréviations que ci-dessus ; en outre : il., début de la partie iliaque de la ceinture). (Gr. = 245).

Source . MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

Sections sagittales à travers la région cloacale et caudale d'un embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) pesant 164,3 mg ; de la figure *a*, à la figure *d* on se déplace de la partie latérale vers la région interne, médiane, de l'embryon. (Gr. = 72,5 pour les quatre photographies).

Figure *a*. — Coupe intéressant le bord latéral de la dépression cloacale et montrant la position des deux muscles du phallus.

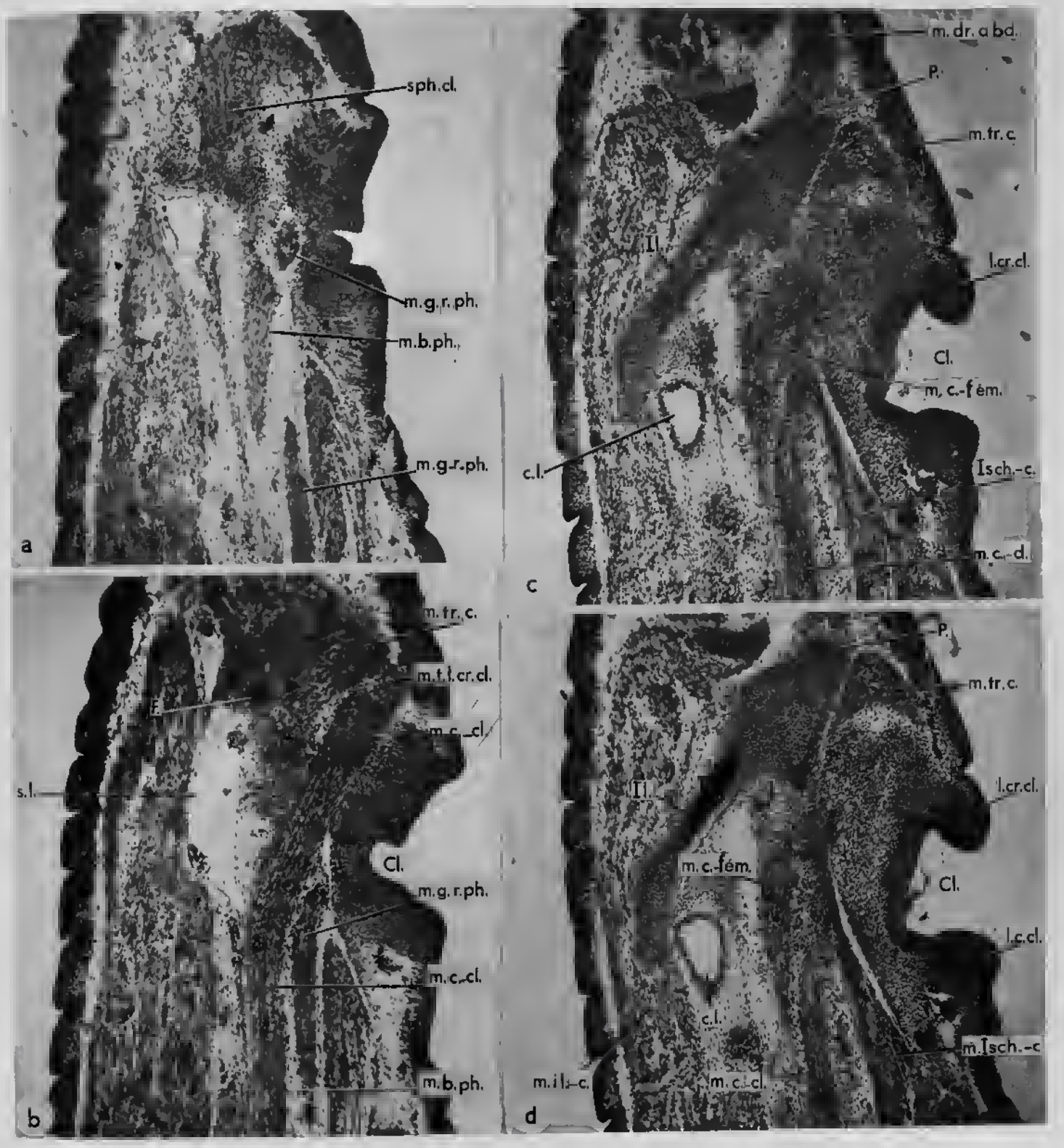
Figure *b*. — Coupe intéressant dans toute sa longueur, le muscle caudo-cloacal et montrant sa réunion dans sa partie postérieure, avec le muscle qui se rend dans la base du phallus ; noter la position du muscle transverse de la lèvre craniale du cloaque, à la partie craniale du muscle caudo-cloacal et à la position de l'ébauche (F.) de la partie proximale du fémur.

Figures *c* et *d*. — Ces deux coupes sagittales intéressent l'ébauche de la moitié droite de la ceinture pelvienne : on reconnaît sa partie craniale, pubienne élargie à laquelle fait suite la partie iliaque allongée, cylindrique et recourbée caudalement à son extrémité postérieure, à hauteur du cœur lymphatique. Noter la position de l'insertion du muscle droit abdominal sur la partie pubienne.

Abréviations utilisées dans les quatre figures :

Cl., fente cloacale ; c.l., cœur lymphatique ; il., partie iliaque de la ceinture ; l.c.cl., lèvre caudale du cloaque ; l.cr.cl., lèvre craniale du cloaque ; m.b.ph., muscle de la base du phallus ; m.c.-cl., muscle caudo-cloacal ; m.dr.abd., muscle droit abdominal ; m.g.r.ph., muscle grand rétracteur du phallus ; m.il.-c., muscle ilio-caudal ; m.Isch.-c., muscle ischio-caudal ; m.t.l.cr.cl., muscle transverse de la lèvre craniale du cloaque ; m.tr.c., muscle transverse de la ceinture ; p., partie pubienne de la ceinture ; s.l., sinus lymphatique ; sph.cl., sphincter du cloaque.

Source . MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

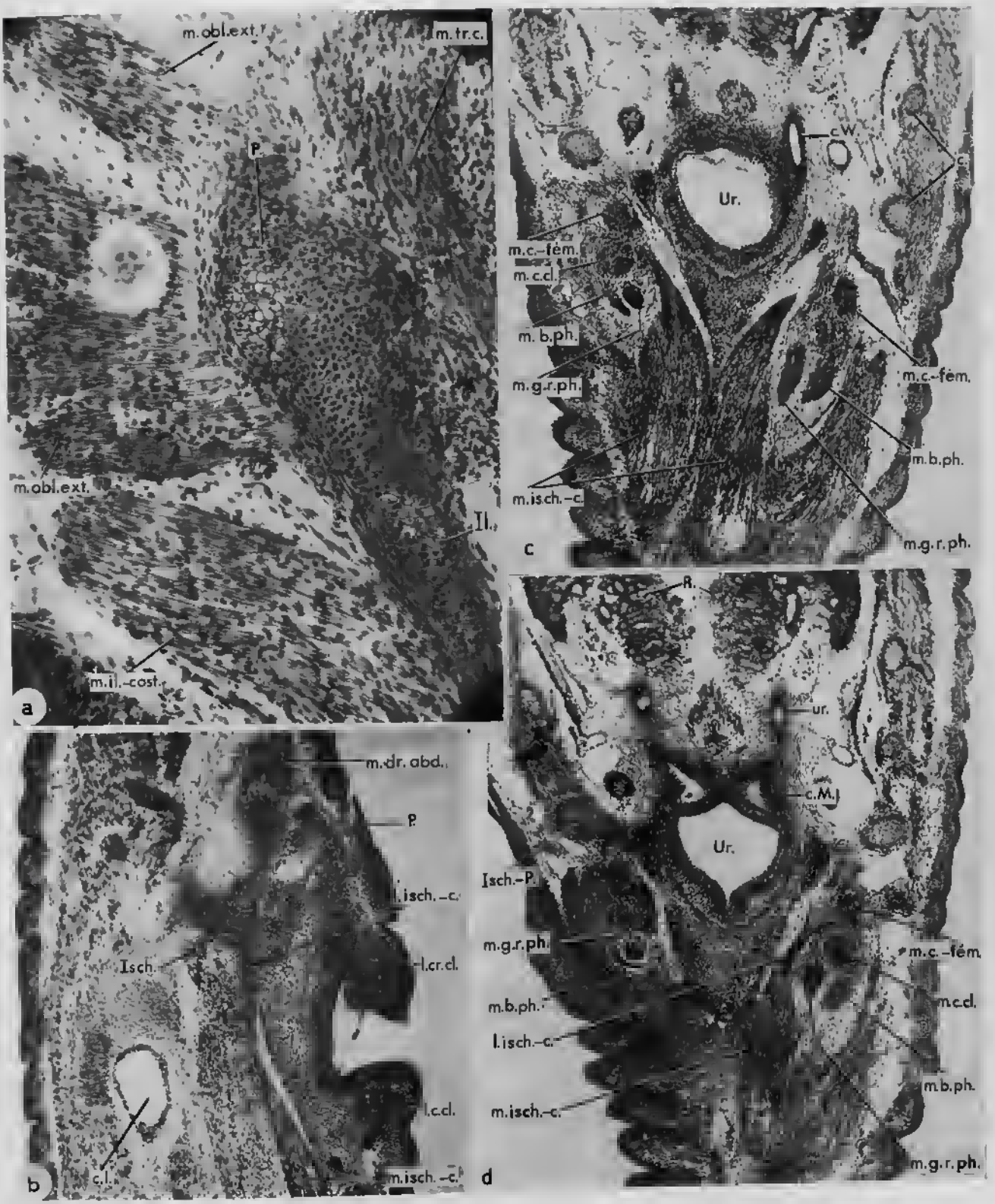
(Mêmes abréviations que pour la Planche VIII, avec en outre : c.M., canal de Müller ; m.c.-fém., muscle caudo-fémoral ; m.obl.ext., muscle oblique externe ; Isch., partie ischiatique de la ceinture ; Isch.-P., partie ischio-pubienne de la ceinture ; l.Isch.-c., ligament ischio-caudal ; R., rein ; ur., uretère ; Ur., urodaeum).

FIGURE *a*. — Coupe sagittale montrant les insertions de différents muscles sur la partie antérieure de la ceinture pelvienne d'un embryon d'Orvet de 164,3 mg : deux faisceaux de l'oblique externe s'insèrent sur la région craniale et dorsale de la partie pubienne de la ceinture ; le muscle ilio-costal s'insère sur la région dorsale de la partie iliaque. La partie pubienne de la ceinture s'appuie sur les faisceaux du muscle transverse de la ceinture. (Gr. = 164).

FIGURE *b*. — Coupe sagittale intéressant la région médiane, ischiatique, de la moitié droite de la ceinture pelvienne d'un embryon d'Orvet de 164,3 mg : sur la partie antérieure de la pointe ischiatique est attaché le long ligament du muscle ischio-caudal. (Gr. = 62).

FIGURES *c* et *d*. — Deux coupes frontales intéressant l'urodaeum et la base de la queue chez un embryon d'Orvet de 154 mg ; de part et d'autre des faisceaux en fuseau des muscles ischio-caudaux, se trouve l'ensemble des sections des faisceaux musculaires, groupés, des muscles caudo-fémoral, caudo-cloacal, grand rétracteur du phallus et de la base du phallus. Noter leur position respective pour la comparer à celle observée chez l'embryon de Lézard (Planches I-III de ce travail). (Gr. = 55,7).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

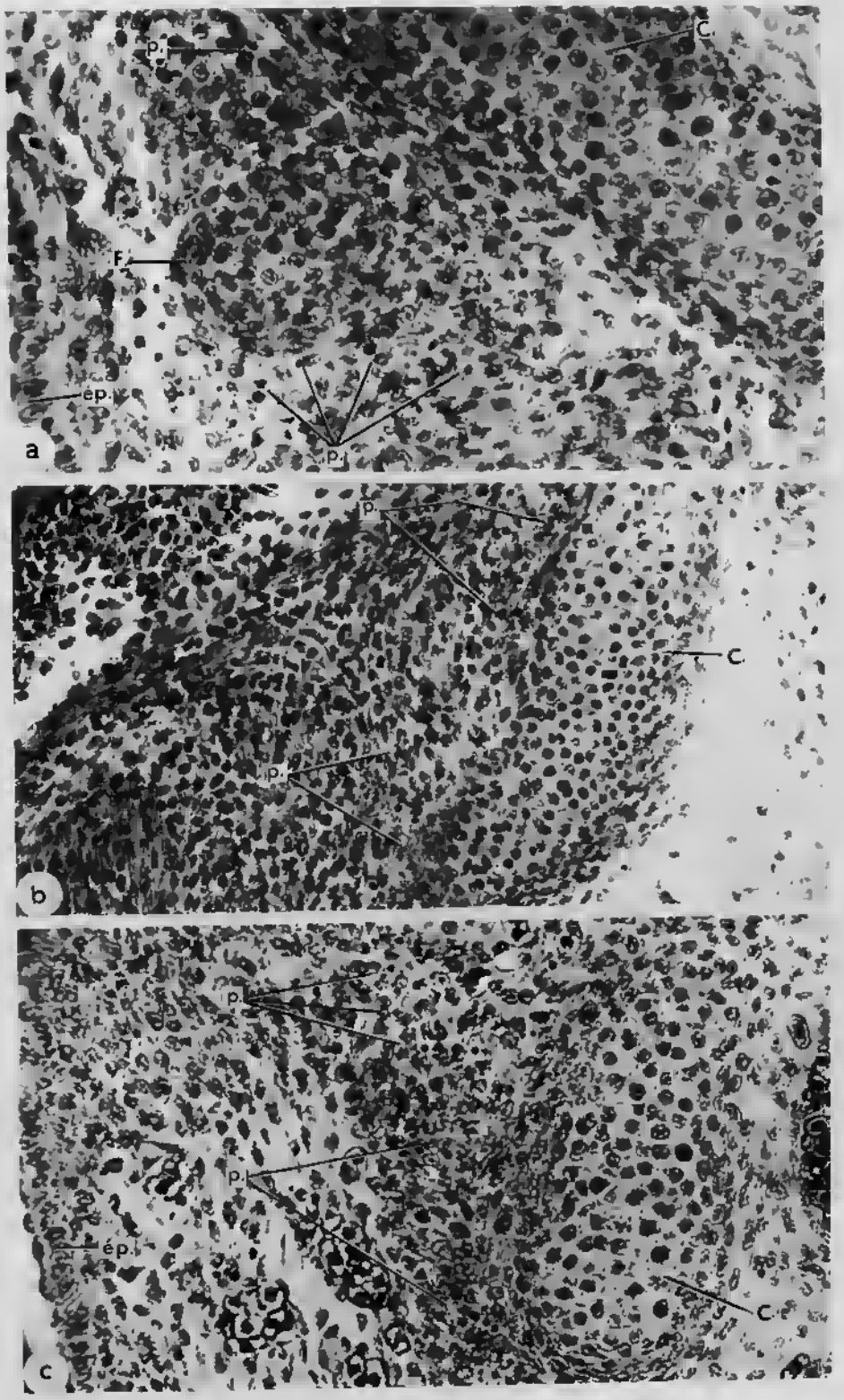
PLANCHE X

Photographies de coupes histologiques montrant les dégénérescences cellulaires (p., pycnoses) dans les tissus situés autour de l'ébauche de la partie proximale du fémur (F.) et sur la face latéro-ventrale de la ceinture pelvienne (C.).

FIGURE *a*. — Nombreuses cellules pycnotiques (p.) autour de l'ébauche du fémur (F.); ce sont probablement des ébauches musculaires qui se seraient insérées sur cette partie du fémur qui dégénèrent chez cet embryon de 89,8 mg (ép., épiblaste). (Gr. = 498,5).

FIGURES *b* et *c*. — Myoblastes en dégénérescence sur la face latéro-ventrale de la ceinture pelvienne chez deux embryons pesant 105 mg et 132,4 mg; ce sont là, très vraisemblablement, les ébauches musculaires de la partie ventrale du complexe pubo-ischio-fémoral qui dégénèrent à ces stades embryonnaires précoces. (ép., épiblaste); (Gr. = 296 pour la figure *b* et Gr. = 391 pour la figure *c*).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

Reconstruction graphique de la mise en place des principaux groupes musculaires chez des embryons de *Lacerta viridis* (a) et *Anguis fragilis* (b). Les ébauches des pièces squelettiques de la ceinture sont figurées en pointillé lache, celles des symphyses en pointillé serré.

1, ilion; 2, ischion; 3, puhis; 4, fémur; 5, symphyse puhienne; 6, symphyse ischiatique.

Les muscles appartenant aux mêmes unités morphogénétiques sont d'une même couleur.

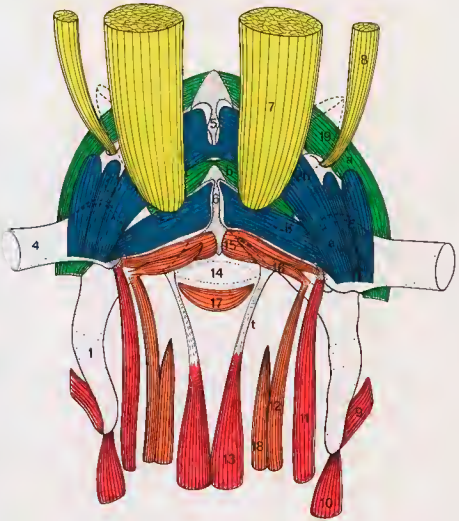
Muscles du tronc : 7, droit abdominal; 8, oblique externe; 9, iliocostal du tronc; 10, iliocostal de la queue.

Muscles de la queue : 11, caudo-fémoral; 12, caudo-cloacal; 13, ischio-caudal.

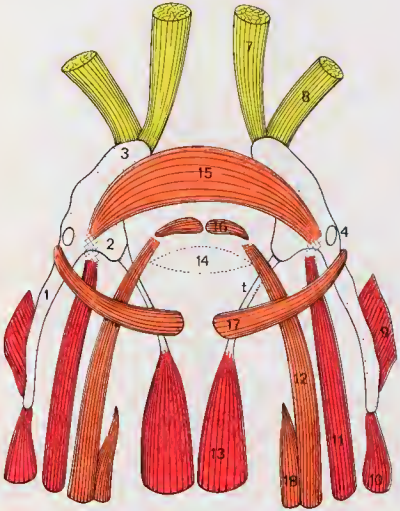
Muscles de la région cloacale et des ébauches phalliques : 14, ouverture cloacale; 15, transverse ventral de la ceinture; 16, transverse de la lèvre craniale; 17, transverse de la lèvre caudale; 18, muscle de la base de l'hémipénis.

Muscles propres de la ceinture : 19, pubo-ischio-fémoral interne (*a*, chef antérieur; *b*, chef moyen); 20, pubo-ischio-fémoral externe (*a*, chef antérieur; *b*, chef ventral; *c*, chef latéral).

Source : MNHN, Paris



a. – *Lacerta Viridis.*



b. – *Anguis fragilis.*

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 016 6

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

9 AVRIL 1976

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1822 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris